BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

TOME XXXVIII.

Sixième Série. — Septième Volume.

1904.

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE

PUBLIÉ PAR

ALFRED GIARD,

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR A LA SORBONNE (FACULTÉ DES SCIENCES).

PARIS,

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS,

3, RUE D'ULM.

F632(6)
13

1284

TABLE

Pages

COTTE (Jules). — Contribution à l'étude de la nutrition chez les Spongiaires (10 fig. dans le texte) 420

Table 573

DOLLO (Louis). — Les ancêtres des Mosasauriens 137

GRYNFELTT (Ed.). — Recherches anatomiques et histologiques sur les organes surrénaux des Plagiostomes (13 fig. dans le texte et Planches I à VII) 1

HOUARD (Cl.). — Recherches anatomiques sur les Galles de tiges : Pleurocécidies (394 fig. dans le texte) 140

Table 418

Le Tome XXXVIII du *Bulletin Scientifique* est sorti des presses le 5 Août 1903

RECHERCHES ANATOMIQUES ET HISTOLOGIQUES SUR LES ORGANES SURRÉNAUX DES PLAGIOSTOMES (1)

PAR

Ed. GRYNFELTT,

CHEF DES TRAVAUX D'HISTOLOGIE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE MONTPELLIER.

(Planches I à VII)

INTRODUCTION

La structure des capsules surrénales est à certains points de vue, une des questions les plus controversées de l'histologie actuelle, non pas tant pour la connaissance des groupements cellulaires et de leurs rapports entre eux ou avec les vaisseaux, que pour la détermination exacte de la valeur qu'il faut attribuer à certains de leurs éléments constituants. Cela est surtout vrai pour la substance médullaire, dont la nature est si énigmatique que certains la considèrent comme formée de cellules épithéliales, simplement un peu différentes des cellules de l'écorce, tandis que d'autres la rapprochent au contraire du tissu nerveux et en font une variété, assez mal définie pour le moment, des cellules du grand sympathique.

Pour résoudre une question aussi difficile, qui divise encore des histologistes consommés, il m'a semblé que la connaissance de ces

(1) Travail du laboratoire d'histologie de la Faculté de Médecine, M. Vialleton, Directeur, et de la Station zoologique de Cette, M. Sabatier, correspondant de l'Institut, Directeur.

organes chez des Vertébrés inférieurs pourrait jeter quelque lumière dans le débat. C'est la raison qui m'a poussé à étudier chez des Vertébrés très primitifs la constitution des organes surrénaux.

J'avais d'abord choisi comme objet d'étude l'ordre des Sélaciens, mais j'ai dû borner mes recherches au sous-ordre des Plagiostomes, parce que, à mon grand regret, je n'ai pu me procurer d'exemplaires en assez bon état de l'autre sous-ordre de ce groupe, celui des Holocéphales.

Le choix de ces animaux est justifié par deux considérations principales : premièrement parce que les Sélaciens sont des êtres très anciens, dont la structure offre maints caractères primitifs ; secondement parce que les organes surrénaux sont représentés chez eux par deux sortes de corps distincts, dont les uns (corps pairs) offrent un magnifique développement, qui n'est réalisé à un aussi haut degré dans aucun autre groupe de Vertébrés.

C'est à Leydig [51,52,53] * que nous devons les premières notions approfondies sur les organes surrénaux des Elasmobranches. D'autres auteurs les avaient il est vrai entrevus avant lui, nous rappellerons plus loin leurs titres, mais c'est en réalité à Leydig que revient l'honneur d'avoir donné une vue d'ensemble de la question et d'avoir fait connaître dans ses traits essentiels la constitution de l'appareil surrénal chez ces animaux. L'idée générale qu'il en donne dans son mémoire de 1853 est restée intacte depuis cette époque, et a même été pour ainsi dire rajeunie et complétée par certains travaux récents. Dans les divers mémoires auxquels j'ai fait allusion ci-dessus, Leydig montre que le système surrénal des Sélaciens est composé de deux sortes d'organes : 1° d'organes pairs, se répétant sur toute la longueur de la cavité abdominale, accolés aux ganglions du système grand sympathique et placés sur le trajet d'une artère, branche de l'aorte ; 2° d'un corps impair ou médian situé entre les deux reins, au-devant de l'aorte et en arrière des veines cardinales. A la suite d'études comparatives, il admit également que les corps pairs, en rapports étroits avec les ganglions et offrant des caractères histologiques qui en faisaient comme une grande variété du tissu ganglionnaire, représentaient la substance médullaire, riche en éléments nerveux des capsules surrénales des

* Les chiffres entre crochets renvoient à l'index bibliographique.

Mammifères, tandis que le corps impair répondait à la substance corticale de ces mêmes organes.

Vingt-cinq ans plus tard, Balfour [78] étudiant le développement des Elasmobranches eut à s'occuper des organes surrénaux. Il trouva que les corps pairs naissent par simple différenciation d'une portion de l'ébauche primitive de chacun des premiers ganglions sympathiques, et fit dériver au contraire le corps impair du mésoblaste situé entre les reins. Il donna en même temps une bonne étude histologique de ces deux sortes de corps chez l'adulte et leur imposa les noms par lesquels ils sont désignés dans ce travail. Il appela *corps suprarénaux* les corps pairs annexés aux ganglions du sympathique, et *corps interrénal*, l'organe impair et médian. Nous avons cru devoir conserver ces appellations parce qu'elles ont l'avantage d'être parfaitement exactes au point de vue topographique et que, s'appliquant chacune à un organe bien défini, elles ne prêtent à aucun équivoque, et empêchent des confusions souvent regrettables que tous les auteurs n'ont pas su éviter et qui rendent très pénible la lecture de certains travaux.

Nous emploierons donc les dénominations créées par Balfour. Cependant, comme l'interrénal est le plus souvent pair, nous désignerons quelquefois l'ensemble des formations qui lui répondent sous le nom de *corps interrénaux*.

Au début Balfour [78] hésitait à rapprocher le corps interrénal des suprarénaux et à le considérer comme formant avec ces derniers un seul et même appareil. Mais plus tard, il embrassa résolument les idées de Leydig [53] et il conclut dans son *Traité d'Embryologie comparée* [85, p. 613] en disant que : « Il y a une concordance si absolue sous le rapport de la structure et du développement, entre ce que j'ai appelé corps interrénal chez les Elasmobranches et la partie mésoblastique des capsules surrénales des Reptiles, que j'hésite à peine à les regarder comme homologues; tandis que d'autre part, les corps pairs des Elasmobranches, dérivés des ganglions sympathiques, correspondent évidemment à la partie des capsules surrénales des Reptiles qui a une origine semblable, bien que les segments antérieurs des capsules surrénales paires des Poissons aient manifestement avorté chez les types supérieurs ».

Après ce travail fondamental, la question reste en l'état pendant un certain temps, et le mémoire de Chevrel [89] si intéressant qu'il soit par la précision des détails anatomiques qu'il renferme à

propos du grand sympathique, n'apporte aucune donnée nouvelle sur la structure des organes surrénaux.

L'étude de ces derniers fut reprise, un peu brièvement il est vrai, par PETTIT [96] dans un travail étendu sur la structure des capsules surrénales chez les différents animaux Vertébrés. La part réservée aux Sélaciens dans ce mémoire est trop restreinte pour qu'on puisse demander à l'auteur autre chose que les quelques bonnes notions, purement anatomiques, qu'il a fournies pour ce groupe. Mais si cet auteur a peu étudié le groupe qui nous occupe, il faut reconnaître qu'il a eu le mérite de montrer les rapports étroits qui unissent la capsule surrénale aux glandes vasculaires sanguines.

A peu près à la même époque, DIAMARE [96] commence ses publications sur les organes surrénaux des Sélaciens par un mémoire à la fois anatomique et histologique, qui est comme l'introduction à une étude des suprarénaux dont l'auteur n'a encore publié que quelques notes préliminaires [99, 02].

Pendant ce temps, SWALE VINCENT [97] étudiait les mêmes organes et fournissait sur eux quelques données intéressantes. Mais surtout il essayait de résoudre à l'aide de l'expérimentation les problèmes qui se posent au sujet de leur nature. Par ses recherches histologiques SWALE VINCENT [97 *b*] avait été conduit à attribuer aux corps suprarénaux des rapports plus étroits avec le système vasculaire qu'avec le système nerveux. De là à rapprocher ces organes des glandes vasculaires sanguines il n'y avait qu'un pas, et SWALE VINCENT le franchit. Il s'efforça de démontrer que l'extrait des corps suprarénaux, injecté dans le système vasculaire d'un animal, produisait chez ce dernier des effets vaso-constricteurs extrêmement marqués, exactement comme le fait l'extrait de la substance médullaire des capsules surrénales de Mammifères; tandis que l'extrait du corps interrénal, de même que celui fabriqué avec la couche corticale des capsules, est absolument inactif [97 *c*].

Ainsi par la voie expérimentale SWALE VINCENT arrivait exactement aux mêmes résultats que LEYDIG et que BALFOUR, et concluait à la comparaison des suprarénaux avec la substance médullaire d'une part et de l'interrénal avec la substance corticale d'autre part. Sans entrer dans les discussions que les expériences de SWALE VINCENT peuvent soulever au point de vue physiologique, il faut remarquer que les résultats de ses recherches sont très intéressants par ce qu'ils confirment à l'aide de l'expérimentation les idées de

Leydig et de Balfour. Dans ces conditions, celles-ci prennent une grande importance et on peut les considérer comme formant une théorie fondamentale de la nature des organes surrénaux.

Cependant tandis que Vincent rapprochait de plus en plus les corps suprarénaux d'une simple glande vasculaire sanguine, d'autres auteurs poursuivaient le rapprochement de ces corps des centres nerveux sympathiques. Fusari [91] se basant surtout sur l'étude des terminaisons nerveuses, considérait les cellules de la substance médullaire des capsules surrénales des Mammifères comme identiques à des cellules particulières du grand sympathique, et Kohn [99] rapportait les cellules des corps suprarénaux eux-mêmes à une variété de cellules sympathiques.

Cette manière de voir si opposée en apparence à celle de Vincent a des racines profondes et lointaines dans les travaux des histologistes. Leydig [53] avait déjà montré que les cellules des corps pairs étaient réunies par petits nids ou groupes avec des cellules ganglionnaires. Sigmund Mayer [72] a décrit de petits nids de cellules appendus au système grand sympathique qu'il considéra comme formés par une variété de cellules appartenant à ce système. H. Stilling [90, 98] a signalé dans le sympathique des Mammifères de petits amas de cellules devenant brunes après l'action du bichromate et comparables à la substance médullaire de la capsule surrénale.

Dans un travail consacré à l'étude des corps suprarénaux chez les Sélaciens, Kohn [99] est arrivé à conclure que les cellules propres du corps suprarénal ne sont pas identiques avec les cellules ganglionnaires du sympathique, mais qu'on ne peut pas nier non plus « qu'elles possèdent avec les cellules nerveuses en général des caractères de famille certainement communs ». Si on lui demande la nature exacte de ces cellules Kohn [p. 300] ajoute « qu'il faut les rapprocher surtout des cellules nerveuses. » Quant à les préciser comme telles, à établir leurs rapports vis-à-vis des cellules nerveuses typiques, à indiquer la place qui leur revient parmi les nombreux et divers groupes de cellules nerveuses, tout cela doit être réservé pour des recherches ultérieures. Il ne peut donner pour le moment que cette unique conclusion, que les cellules des corps suprarénaux doivent être rangées le plus près possible des cellules nerveuses, sans pouvoir être avec certitude considérées comme telles ; et plus loin il émet l'opinion que les suprarénaux ne sont

peut-être autre chose que des ganglions sympathiques dont une partie des éléments présenterait une forme particulière permettant de les désigner sous le nom de « Chromaffine sympathicuszellen. » On voit que malgré les prudentes réserves dont Kohn [p. 300] entoure l'expression de sa pensée il penche vers l'opinion de la nature nerveuse des corps suprarénaux. C'est là une manière de voir très spéciale et, on peut dire, un autre pôle de la question (1).

A la vérité dans ces derniers temps, Diamare [02] a émis une idée qui pourrait concilier les deux opinions en apparence si contradictoires. Il a fait remarquer que pour naître d'une ébauche commune avec un ganglion nerveux, les corps suprarénaux ne seraient pas forcément exclus de la liste des organes glandulaires ; il existe en effet certaines régions du névraxe primitif qui gardent une structure épithéliale simple et constituent en définitive des lames épithéliales

(1) Cette introduction était écrite et le manuscrit de ma thèse était déposé, lorsque parut dans le n° du 3 juillet 1902 du *Prager medicinische Wochenschrift* un intéressant article de Kohn. Ce nouveau travail n'apporte aucune modification à sa conception fondamentale de la cellule chromaffine, que l'auteur regarde toujours comme un élément particulier du système nerveux sympathique. Je pourrais donc m'abstenir de le citer ici, d'autant plus qu'il ne contient aucune nouvelle recherche sur les organes que j'étudie. Mais il m'a paru bon néanmoins de le mentionner, pour faire comprendre les idées actuelles de Kohn sur les organes constitués par les cellules chromaffines et qu'il a proposé antérieurement d'appeler des *paraganglions*.

En dehors de ses recherches antérieures sur les suprarénaux des Sélaciens [99] et sur la glande carotidienne des Mammifères (1900), Kohn a pu utiliser les données récentes de divers auteurs et notamment une intéressante découverte de Zuckerkandl pour montrer l'importance des paraganglions et leur grande diffusion dans l'organisme des Vertébrés. En effet, il est arrivé à déterminer comme tel un petit corps globuleux, trouvé par Zuckerkandl au devant de l'aorte de l'Homme, et il a fait partager cette manière de voir à Zuckerkandl lui-même. Aussi, s'appuyant sur toutes ces observations, Kohn a été amené à cette conclusion, que la cellule chromaffine, dérivée des ébauches du sympathique, est un élément histologique beaucoup plus répandu qu'on ne l'avait cru jusqu'alors ; qu'elle forme des amas cellulaires répandus dans tout le domaine du système grand sympathique, tantôt perdus au milieu des éléments nerveux, tantôt isolées sous forme de nodules plus ou moins indépendants, (organe de Zuckerkandl et glande carotidienne des Mammifères, corps suprarénaux des Sélaciens). Il groupe toutes ces formations sous la dénomination commune de paraganglions et considère la cellule chromaffine comme une nouvelle espèce histologique constituant leur élément spécifique. La substance médullaire des capsules surrénales des Mammifères n'est qu'un paraganglion volumineux entouré de substance corticale.

On voit par ce résumé que les nouvelles données de Kohn augmentent l'intérêt que peut offrir l'étude des suprarénaux des Sélaciens en étendant le domaine des cellules spécifiques de ces organes.

sécrétantes (corps choroïdiens), tandis que les portions voisines du même névraxe primitif se sont transformées en centres nerveux. Il pourrait donc y avoir un vrai corps épithélial d'origine neurale.

Mais cette apparence de conciliation ne peut pas suffir. Sans doute elle permet de comprendre à la fois et l'origine nerveuse et le rôle probablement sécrétoire des corps suprarénaux. Mais elle ne va pas au delà et ne nous apprend rien sur la structure intime de ces corps et par suite ne fournit pas d'arguments nouveaux pour ou contre les deux idées directrices autour desquelles gravitent maintenant nos connaissances sur ces organes.

Cependant ces deux théories principales auraient eu besoin l'une et l'autre d'une base anatomique plus solide que celle offerte par les travaux de leurs promoteurs. Swale Vincent ne donne pas des notions bien complètes sur la structure des corps suprarénaux et son unique figure histologique, dans laquelle des cellules du suprarénal sont représentées disséminées çà et là au sein d'une masse fondamentale fibrillaire, ne répond guère à l'idée qu'on se fait d'une glande vasculaire sanguine. De même, les dessins de Kohn laissent penser qu'il n'a pas étudié des organes parfaitement fixés et qu'il n'a pas remarqué les variations de structure des cellules chromaffines.

Et pourtant quel intérêt n'y a-t-il pas à bien connaître les détails de cette structure ? En effet, si les corps suprarénaux ne sont qu'une glande vasculaire sanguine particulière, nos connaissances sur ces organes en général ne sont cependant pas tellement riches que l'on doive regarder comme inutile l'étude de l'un d'eux en particulier. Si, d'autre part, les corps suprarénaux constituent une forme particulière d'élément du grand sympathique, il est d'autant plus intéressant et d'autant plus utile de les étudier, qu'ils forment, chez les Sélaciens, des masses infiniment plus considérables que les petits nids cellulaires répandus avec tant de parcimonie sur les rameaux du système sympathique des autres Vertébrés, qu'ils sont restés, pour ainsi dire, presque complètement inconnus ou plus exactement connus seulement d'un petit nombre d'histologistes, et qu'ils n'ont pas encore conquis droit de cité dans l'enseignement classique.

Le but de ce travail est précisément de faire cette double étude. Mais avant d'aller plus loin, je dois dissiper un doute qui pourrait s'être élevé dans l'esprit de quelques lecteurs. Si vraiment,

comme le dit Kohn les corps suprarénaux sont formés par des variétés du tissu nerveux, jusqu'à quel point avons-nous le droit de faire entrer ces corps dans une étude consacrée aux organes surrénaux des Sélaciens ? La réponse est facile. Quelle que soit la nature des cellules chromaffines, et quel que soit leur rôle dans l'organe où on les rencontre, il n'en est pas moins vrai que ces cellules forment une partie de la substance médullaire des capsules surrénales des Vertébrés supérieurs, et Kohn reconnaît qu'on peut trouver toutes les transitions entre les cas où ces cellules sont simplement annexées aux ganglions du sympathique, comme chez les Sélaciens, et la capsule surrénale des Mammifères où, avec d'autres éléments sympathiques, elles entrent dans la constitution de la substance médullaire.

Aichel dans un travail récent [1900] a admis une hypothèse nouvelle sur la nature des corps suprarénaux. Il pense que ces derniers, dérivés non pas des ganglions du sympathique, mais de certaines ébauches appartenant au corps de Wolff, n'ont rien de commun ni avec les capsules surrénales, ni avec les ganglions sympathiques, mais représentent des organes glandulaires aberrants situés, chez les Vertébrés supérieurs, au voisinage de l'épididyme ou du parovarium, et qu'il distingue aussi des capsules surrénales aberrantes (1). Le travail de Aichel a déjà été l'objet de vives critiques (Swale Vincent [1900], Diamare [02]). Il n'y a pas lieu d'exposer ici ces dernières, il suffit de faire remarquer que l'étude d'Aichel basée simplement sur des recherches embryologiques, ne paraît pas tenir compte de la cellule chromaffine, cet élément si particulier et si caractéristique, à la fois des corps suprarénaux, de certaines formations annexées aux ganglions sympathiques, et de la substance médullaire des capsules surrénales des Vertébrés supérieurs. Par conséquent il y a lieu d'attendre des recherches plus approfondies tenant compte de la nature de ces cellules, avant d'exclure ainsi que le fait Aichel, les corps suprarénaux des Sélaciens de l'appareil surrénal.

D'autre part le corps interrénal est généralement considéré comme

(1) On pourrait rapprocher des organes auxquels fait allusion Aichel, diverses glandes de la zone génitale sur lesquelles Loisel [02] a récemment attiré l'attention. Cet auteur décrit des glandes développées aux dépens d'une partie de l'épithélium germinatif et dont le mode de formation présenterait une certaine analogie avec celui des capsules surrénales.

répondant à la couche corticale de la capsule surrénale des Vertébrés supérieurs. En réalité cette comparaison est encore bien insuffisamment étayée, car la structure de l'interrénal est infiniment plus simple que celle de la couche corticale des capsules. En effet l'interrénal ne présente jamais une partie comparable à la couche glomérulaire des capsules surrénales, couche si particulière, et qui a peut-être un rôle spécial dans la formation du reste de la capsule Gottschau [83]. Des rapprochements de quelque valeur ne pourront être faits qu'après une étude soignée, à la fois anatomique et cytologique des surrénales capsules chez les différents Vertébrés. Mais on peut néanmoins, en se basant sur l'opinion unanime, et faute de preuves ou simplement d'indications contraires, rapprocher l'interrénal des Sélaciens des organes surrénaux des Mammifères. Par conséquent nous étions parfaitement en droit de considérer les suprarénaux et les interrénaux des Sélaciens comme représentant des parties incontestables de l'écorce surrénale des animaux supérieurs, et le titre aussi bien que la division de notre travail se trouvent ainsi justifiés.

Il convient d'envisager ces deux ordres d'organes à deux points de vue : 1° au point de vue anatomique ; 2° au point de vue histologique.

Au point de vue anatomique parce que je me suis convaincu à la lecture des travaux de mes devanciers qu'il y avait encore bien à dire sur le nombre et sur les connexions de ces corps. Au point de vue histologique parce que les figures publiées laissaient deviner certaines incertitudes ou soupçonner des erreurs d'interprétation, et que les textes eux-mêmes paraissaient appeler de nouvelles recherches.

J'ai cru devoir étudier le plus grand nombre d'espèces que j'ai pu en ne prenant bien entendu que des sujets vivants ou frais, les individus de collection, conservés dans l'alcool, n'étant bons à rien pour ce genre de recherches, et j'ai été assez heureux pour réunir des espèces appartenant à presque toutes les familles des Squalés ou des Raies.

Voici la liste des espèces que j'ai étudiées :

Squales : *Scyllium catulus*, Cuv., *Sc. canicula*, Cuv., *Pristiurus melanostomus*, C. Bp. ; *Alopias vulpes*, C. Bp. ; *Oxyrhina Spallanzanii* C. Bp. ; *Mustelus vulgaris* Müll. et Henl. ; *M. lævis*,

Riss.; *Galeus canis*, Rondel.; *Zygæna malleus*, Valenc.; *Carcharias glaucus*, Rondel.; *Hexanchus griseus*, Rafin.; *Acanthias vulgaris*, Riss.; *A. Blainvillei*, Riss.; *Centrina vulpecula*, Bel.; *Echinorhinus spinosus*, Blainv.; *Squatina angelus*, Riss.

Raies: *Torpedo marmorata*, Riss.; *Raja clavata*, Rondel.; *R. marginata*, Müll. et Henl.; *R. punctata*, Riss.; *R. mosaïca* Lacep.; *Myliobatis aquila*, C. Dum.; *Trygon pastinaca*, Müll. et Henl.

Les matériaux de cette étude m'ont été fournis en grande partie par la station zoologique de Cette dont je remercie vivement le Directeur, M. le Professeur Sabatier, correspondant de l'Institut. Il a mis une grande obligeance à me procurer les animaux dont j'avais besoin et il m'a permis d'utiliser largement les nombreuses ressources de la Station. Je ne saurais oublier non plus l'accueil aimable qu'il m'a toujours réservé, ni ce que je dois à ses savantes leçons. Je prie aussi MM. Calvet sous-directeur et Ladreyt préparateur-adjoint à la station, d'agréer mes remercîments pour leur obligeant concours.

J'ai recueilli directement à Palavas un certain nombre d'espèces telles que *Alopias vulpes*, *Carcharias glaucus*, *Oxyrhina Spallanzanii*, *Zygæna malleus*, que l'on peut se procurer à bord des bateaux qui font la pêche du Thon. J'y ai trouvé aussi un grand nombre de Torpilles.

Toutes les recherches, aussi bien les dissections et les injections vasculaires que les coupes destinées à l'étude histologique, ont été faites dans le laboratoire d'histologie de la Faculté de Médecine dirigé par M. Vialleton. Ce m'est un devoir bien doux d'adresser ici, avec mes remercîments, le témoignage de ma profonde reconnaissance à cet excellent Maître, qui m'a inspiré ce travail et dont l'appui si bienveillant ne m'a jamais fait défaut pour mener à bien cette tâche difficile.

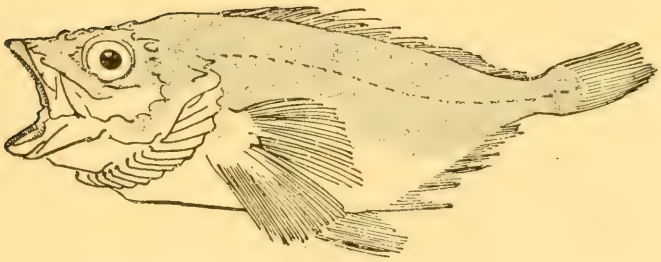
M. le professeur Giard, Membre de l'Institut, a bien voulu au cours de ce travail s'intéresser à mes recherches et me donner de précieuses indications: je le prie d'agréer l'hommage de ma respectueuse gratitude.

Le plan de ce travail est très simple. Il est divisé en deux parties: la première est consacrée à l'étude des corps suprarénaux, la

seconde à la description des interrénaux. Chacune de ces parties est divisée en deux chapitres, l'un réservé à l'anatomie, l'autre à l'histologie.

Pour éviter des redites, après cette introduction dans laquelle les grandes lignes de l'historique ont été indiquées, je n'ai pas cru devoir consacrer un chapitre à part à l'exposé de tout ce qui a été écrit sur ce sujet. Cet exposé a été fait déjà à plusieurs reprises et notamment dans les travaux français (CHEVREL [89] et PETTIT [96]). Il était donc inutile de recommencer. Mais ne voulant pas non plus laisser dans l'ombre aucun de ceux qui ont contribué à l'étude de cette question, j'ai mis à la fin de chaque chapitre un appendice bibliographique aussi exact que j'ai pu le faire et attribuant à chacun la part qui lui est due.

Montpellier, 1er Juillet 1902.



PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

ANATOMIE DES CORPS SUPRARÉNAUX

Ce premier chapitre est consacré à une description anatomique détaillée des corps suprarénaux, c'est-à-dire à la description de leur forme extérieure, de leur nombre, de la situation qu'ils occupent dans la cavité abdominale et de leurs connexions anatomiques. On pourrait penser que des organes découverts il y a un demi siècle sont parfaitement connus au point de vue macroscopique. Il n'en est rien cependant. La plupart des auteurs qui les ont étudiés se sont surtout préoccupés de leur constitution histologique, et après avoir jeté un coup d'œil superficiel sur leur nombre et sur leur situation chez quelques espèces, ils n'ont pas cherché à établir par des observations suffisamment étendues les lois générales de leur distribution.

Il ne faudrait pas croire cependant que cette distribution ne présente que des variations insignifiantes. L'on sait déjà, surtout depuis les recherches de Chevrel [99, p.57] et de Pettit [96, p.83] que le nombre et la position des corps suprarénaux sont bien différents chez les Raies de ce qu'ils sont chez les Squales. C'est là une indication d'autant plus intéressante que cette différence peut nous éclairer sur la métamérie réelle de ces corps et sur les rapports qui existent entre leur nombre et celui des segments ou métamères composant la région à laquelle ils sont annexés. Or les auteurs ne se sont pas préoccupés de faire le dénombrement exact de ces parties et par suite n'ont pu donner que des renseignements vagues sur ces sujets intéressants.

Je me suis efforcé de combler cette lacune en comptant soigneusement les corps suprarénaux dans un certain nombre d'espèces chez lesquelles je déterminais en même temps le nombre des métamères répondant à la cavité abdominale dans laquelle siègent exclusivement les corps en question.

J'ai pu étudier sous ce rapport 13 espèces de Squales appartenant à 10 genres différents, et 7 espèces de Raies représentant 4 genres distincts. Ce sont, parmi les Squales : *Pristiurus melanostomus*, *Scyllium catulus*, *Sc. canicula*, *Echinorhinus spinosus*, *Mustelus lævis*, *M. vulgaris*, *Galeus canis*, *Hexanchus griseus*, *Carcharias glaucus*, *Acanthias vulgaris*, *Ac. Blainvillei*, *Centrina vulpecula*, *Squatina angelus ;* parmi les Raies : *Raja clavata*, *R. marginata*, *R. mosaïca*, *R. punctata*, *Torpedo marmorata*, *Trygon pastinaca*, *Myliobatis aquila*. Pour toutes ces espèces j'ai pu compter exactement le nombre des corps. Dans un certain nombre d'autres types, tels que *Zygæna malleus*, *Oxyrhina Spallanzanii*, *Alopias vulpes*, je n'ai pu avoir que des portions de l'animal ; par conséquent il m'a été impossible d'étudier l'ensemble du système chez ces animaux et j'ai réservé les pièces pour l'examen histologique.

Technique. — Pour étudier la position et le nombre des suprarénaux il convient d'employer les procédés suivants : 1° la dissection après la coloration élective que prennent ces corps dans le bichromate (Semper [75, p. 228]) ; 2° les injections vasculaires. Celles-ci servent à la fois à montrer la situation des corps suprarénaux par rapport aux vaisseaux sanguins et à les compter, parce que la disposition des vaisseaux à leur niveau, est tellement caractéristique, qu'en la voyant on peut affirmer indubitablement la présence d'un de ces corps, alors même que la substance propre de celui-ci est rendue invisible par le mode de montage de la préparation ainsi obtenue.

Chevrel [89, p. 3] a proposé une autre technique pour découvrir ces corps. C'est une imprégnation rapide par l'acide osmique à un pour 100, lequel teint en noir les nerfs, les ganglions du sympathique et les corps suprarénaux qui leur sont adjacents. Mais cette méthode, excellente pour la recherche des rameaux du sympathique qui occupait surtout Chevrel, est assez imparfaite pour la mise en évidence des suprarénaux proprement dits, parce que là où ces corps sont enfouis dans l'épaisseur du rein, l'acide osmique ne pénètre pas jusqu'à eux et par conséquent les laisse totalement ou en partie invisibles. C'est probablement pour cette raison que Chevrel n'a pas trouvé les corps suprarénaux les plus postérieurs encastrés dans le rein et donne un nombre total de ces corps moindre que celui qui existe en réalité.

Dissection après la réaction chromaffine. — La réaction du bichromate de potasse et de l'acide chromique sur les corps suprarénaux déjà signalée par SEMPER a une grande importance parce qu'on la retrouve dans certains éléments histologiques des capsules surrénales chez tous les Vertébrés, et KOHN [99, p. 302] a désigné les cellules qui la présentent sous le nom de *cellules chromaffines.* C'est une véritable réaction histo-chimique dans laquelle on peut avoir confiance pour caractériser ces éléments; elle permet de reconnaître à l'œil nu, ou à l'aide de la loupe, les organes qu'ils constituent par leur groupement. Pour faire cette réaction on prend les animaux vivants ou aussi frais que possible; après avoir tranché la queue en arrière du cloaque, la tête au niveau de la dernière fente branchiale, on ouvre largement l'abdomen, et on suspend la pièce dans la liqueur de Müller en quantité suffisante et souvent renouvelée. Quelques heures après l'immersion dans ce liquide, les corps sont parfaitement visibles par leur couleur brun jaunâtre qui tranche nettement sur celle des tissus ambiants lesquels ne sont pas encore teints par le bichromate.

Pour bien voir les corps et les dénombrer, on peut donc faire les dissections après quelques heures de séjour dans le bichromate. Mais comme ils sont toujours très reconnaissables par leur couleur foncée, alors même que les tissus voisins se sont teintés par le bichromate, on peut aussi attendre plusieurs jours et même des mois pour faire la dissection. Aussi, dans le cas où on voudrait rechercher sur des espèces exotiques la disposition anatomique de ces corps, il serait bon de réclamer des échantillons fixés en entier dans le liquide de Müller après ouverture de la paroi abdominale, préférablement à tout autre mode de conservation. En effet il est à peu près impossible de retrouver les corps postérieurs plus ou moins cachés par le rein sur les animaux conservés dans l'alcool ou même dans le formol, et cela est encore plus difficile s'il s'agit d'individus appartenant au groupe des Raies, dans lequel les corps suprarénaux sont parfois émiettés en tout petits nodules, à peine perceptibles à l'œil nu, lors même qu'ils sont fortement teintés par le bichromate, et qui naturellement seraient absolument invisibles en l'absence de cette coloration. La recherche de ces corps doit se faire à l'aide de dissections soignées dont j'indiquerai rapidement la technique.

Lorsqu'il s'agit d'animaux ayant séjourné longtemps dans le liquide de Müller, il est bon de les soumettre préalablement à un

lavage prolongé à l'eau courante. Comme les corps antérieurs sont contenus dans les sinus de Monro ou dans les veines cardinales, il faut, pour les découvrir, inciser la paroi ventrale de ces vaisseaux, après s'être débarrassé des organes voisins (œsophage, glandes génitales) qui pourraient gêner par leur présence. Pour la partie postérieure de la cavité abdominale, dans laquelle le rein cache les corps, il faut commencer la dissection par le bord externe de cet organe qu'on soulève, sans le détacher de ses insertions sur la ligne médiane, pour voir les corps placés à sa partie profonde, compter leur nombre et en même temps établir leurs rapports avec les segments vertébraux correspondants.

Chez certains animaux les corps sont parfois émiettés en fragments très petits. Aussi est-il bon dans ce cas de ne pas se contenter simplement de l'examen à l'œil nu ou à la loupe, mais bien de détacher la paroi postérieure de la cavité abdominale avec les corps suprarénaux qui y sont attachés, avec l'aorte et les vaisseaux qui en partent, puis de monter dans le baume, après déshydratation et éclaircissement, avec ou sans coloration préalable, les larges lambeaux ainsi obtenus. Ces préparations sont très instructives : elles constituent des documents indéfiniment conservables, à la fois anatomiques et histologiques, car leur épaisseur ne s'oppose pas à ce qu'on puisse reconnaître au microscope leurs tissus constituants, et elles permettent seules de voir les plus petits corpuscules suprarénaux qui paraissent avoir échappé jusqu'ici à l'attention des observateurs. La connaissance de ces petits fragments aberrants a une réelle importance pour la compréhension de la nature des organes en question.

Injections vasculaires. — Elles ont été faites par deux procédés principaux, mais toujours à l'aide d'un appareil à pression continue dans lequel on savait à tous les instants de l'opération quelle était la pression développée. Les injections étaient poussées soit par l'aorte caudale (Squales) soit par l'artère cœliaco-mésentérique (Raies). J'ai employé deux matières à injection différentes : 1° le bleu de Prusse à la gélatine et 2° le nitrate d'argent.

Dans le bleu de Prusse gélatiné la proportion de la gélatine variait de 2 à 5 pour 100, en raison inverse de la température. La masse à injection étant préparée suivant les indications données par Ranvier [89, p. 106], l'animal tué par hémorrhagie était réchauffé dans un bain d'eau tiède à la température maxima de 35°, qui ne doit pas être dépassée. L'injection poussée, et sa réussite

constatée par la coloration bleue de la peau, l'animal était refroidi rapidement sous un courant d'eau. Puis, lorsque la gélatine était solidifiée, il était plongé dans le liquide de Müller ou dans le formol à 10 %, la cavité abdominale préalablement ouverte. Au bout de quelques jours l'animal était disséqué et la paroi abdominale postérieure avec les corps suprarénaux et les vaisseaux y compris l'aorte était enlevée et montée en préparation permanente dans le baume sans coloration.

Sur ces préparations, les rapports vasculaires et la physionomie des différents réseaux capillaires intra-organiques se laissent admirablement voir. Pour suivre les détails de la vascularisation dans l'épaisseur d'un corps suprarénal où elle est particulièrement bien visible, on peut détacher ce dernier avec soin et en faire une préparation permanente dans le baume en le conservant en entier, ou bien y faire des coupes, soit immédiatement sans inclusion préalable, soit après inclusion dans le collodion. Dans la partie postérieure de la cavité abdominale, où les corps sont plongés dans l'épaisseur du rein, on ne peut pas faire des préparations d'ensemble comme celles indiquées ci-dessus, il est nécessaire d'inclure au collodion et de faire des coupes en série un peu épaisses (1).

Les injections au nitrate d'argent donnent d'excellents résultats. L'animal étant sacrifié comme précédemment reçoit par l'aorte caudale ou l'artère cœliaco-mésentérique une solution à 1 p. 300 de nitrate d'argent. L'injection est maintenue pendant quelques minutes pour qu'elle puisse bien fixer les parois vasculaires déployées, puis on ouvre la cavité abdominale, on lave rapidement à l'eau distillée et on plonge dans le formol à 10 p. 100. La réduction du nitrate se

(1) Dans ce cas les inclusions au collodion sont préférables aux inclusions à la paraffine pour les raisons suivantes : 1° les pièces étant injectées à la gélatine souffrent beaucoup du passage dans la paraffine, forcément suivi d'une rétraction considérable de la masse gélatinée et de dislocations empêchant de saisir les rapports exacts des vaisseaux ; 2° dans ces pièces, de dimensions assez grandes et renfermant des parties de consistances très différentes, comme les muscles, la colonne vertébrale et les reins, il se produit des dislocations entre les diverses parties de la coupe. Le collodion, en maintenant tout en place, est tout indiqué pour la confection de ces préparations, destinées à résoudre des questions surtout topographiques. Quand on monte les coupes, il faut éviter de les éclaircir avec de l'essence de girofles, qui dissout le collodion et les porter du chloroforme qui les imbibe, dans le baume dissout dans le même réactif. Le baume pénètre ainsi facilement toute l'épaisseur de la coupe qu'il rend parfaitement transparente.

fait et les vaisseaux se marquent en brun ou en noir comme s'ils avaient été injectés par des substances de cette couleur. Lorsqu'on les examine plus tard au microscope, on voit que le nitrate d'argent s'est réduit à leur niveau d'une façon régulière, imprégnant les contours des cellules endothéliales, sauf dans quelques points où la réduction est faite d'une manière massive, et a teint uniformément en noir le vaisseau. Cette méthode est très élégante et donne aussi des préparations fort instructives lorsqu'on a monté soit la paroi abdominale postérieure en entier (partie antérieure) soit des portions de cette paroi ou des corps suprarénaux isolés. Ces derniers se reconnaissent aisément le long des artères par le petit renflement que forment leurs capillaires propres autour du vaisseau. Leur substance n'est pas colorée, puisqu'on n'a pas fait la réaction chromaffine, et le trajet des capillaires à leur intérieur est d'autant plus facile à suivre. De telles préparations avec les vaisseaux teints en noir, tandis que la substance propre des organes disparaît noyée dans la réfringence du baume, donnent des résultats très comparables par la netteté et le relief des réseaux vasculaires, à ceux que l'on pourrait obtenir par la méthode de la corrosion.

Ces injections au nitrate d'argent, très faciles à faire et qui n'exigent pas le réchauffement préalable de l'animal, sont très recommandables et je ne saurais trop conseiller leur emploi.

Je ferai remarquer aussi que toutes ces préparations épaisses, ces grands lambeaux de paroi abdominale avec tous les organes y adhérents maintenus à leur place respective, préparations faites suivant les méthodes histologiques, ne sont pas des préparations histologiques à proprement parler et qu'elles ne sauraient jamais remplacer ces dernières. Mais ce sont des préparations anatomiques permanentes, bien plus démonstratives et bien plus concluantes que la plupart des préparations anatomiques proprement dites, puisqu'elles permettent de voir simultanément les connexions anatomiques et suffisamment de détails histologiques pour affirmer la nature d'un organe. Il est inutile d'ajouter que ces préparations d'ensemble doivent être faites de préférence sur des animaux jeunes ou de petite taille. De semblables préparations peuvent rendre de réels services aux zoologistes, parce qu'elles sont à la fois des préparations d'ensemble et de détail. Elles sont fort employées au laboratoire d'histologie de la Faculté de Médecine ; M. Vialleton

[99, p. 414] a déjà fait allusion à cette méthode dans son précis de technique.

SITUATION DES CORPS SUPRARÉNAUX ; LEUR NOMBRE.

Les corps suprarénaux sont localisés chez les Plagiostomes dans la cavité abdominale, sur la paroi postérieure de laquelle ils se rencontrent sur toute sa longueur depuis l'artère axillaire en avant, jusqu'à l'extrémité caudale du rein (fig. 1, Pl. I). Ils sont situés de chaque côté de la colonne vertébrale sur deux lignes parallèles ou plutôt très légèrement convergentes d'avant en arrière.

Par rapport aux corps suprarénaux la cavité abdominale peut être divisée en deux régions : une antérieure dans laquelle les corps sont placés derrière les sinus de Monro ou les veines cardinales ; l'autre postérieure dans laquelle les corps sont plus ou moins cachés par le rein.

La région antérieure est plus ou moins longue suivant le développement relatif du rein par rapport à la cavité abdominale. Elle est par conséquent très développée là où le rein est court (*Scyllium*, *Pristiurus*, *Raja*) ; elle est au contraire très courte dans les espèces à rein allongé (*Galeus canis*, *Mustelus lævis* et *vulgaris*, *Echinorhinus spinosus*, etc.). Dans ce dernier cas la partie antérieure du rein effilée passe en dehors des premiers corps et les laisse visibles sur une longueur variable, suivant les espèces et même suivant les individus.

La paire suprarénale la plus antérieure offre toujours une physionomie particulière. Elle est formée par deux corps situés parfois sur l'artère axillaire, parfois à côté d'elle, mais toujours plus volumineux que ceux qui les suivent et paraissant résulter de la fusion d'un certain nombre de corps : deux d'après Balfour [78, p, 240], quatre ou cinq d'après Chevrel [89, p. 40], trois ou quatre d'après Swale Vincent [97, p. 52]. On peut les appeler les *corps axillaires* bien qu'ils ne soient pas toujours placés sur l'artère elle-même.

Les corps suivants ont une disposition segmentaire, qui a été déjà signalée par presque tous les auteurs qui s'en sont occupés (Leydig [52, p. 16], Semper [75, p. 228], Balfour [78, p. 237], Chevrel [89, p. 12], Pettit [96, p. 82], Swale Vincent [97, p. 52], Kohn [99, p. 295]). Mais personne n'a complètement étudié la question de

la métamérie des organes et il suffit pour le prouver de citer les observations de SWALE VINCENT [97, p. 53] qui dans certains cas n'a

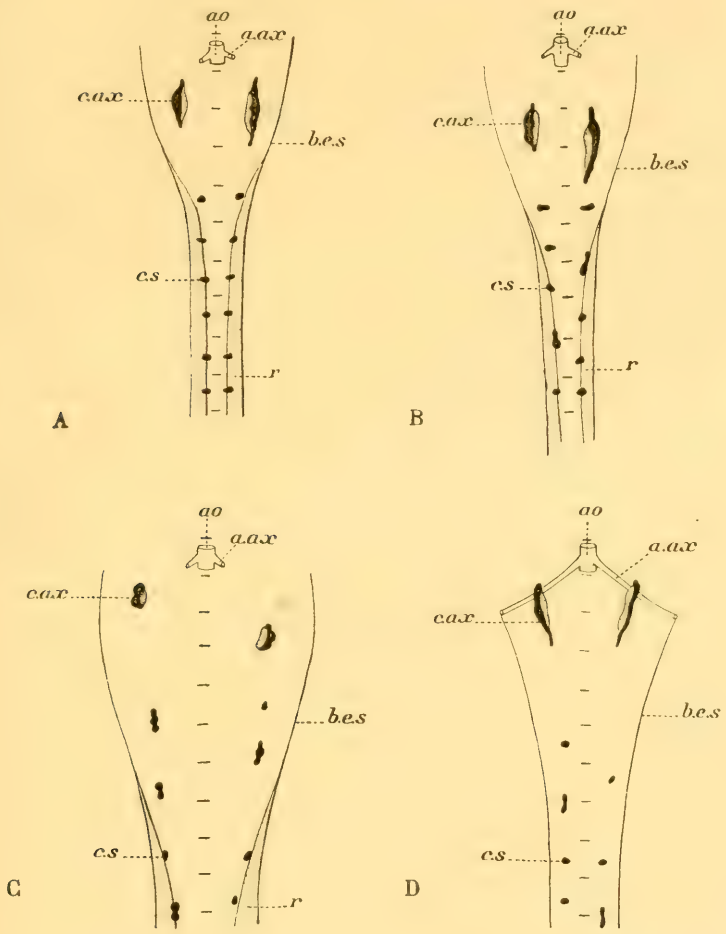


FIG. 1. — Corps suprarénaux antérieurs (schéma). — A, *Echinorhinus spinosus;* B, *Galeus canis;* C, *Squatina angelus;* D, *Pristiurus melanostomus ;* *ao.*, aorte ; *a.ax.*, artère axillaire ; *b.e.s.*, bord externe du sinus ; *c.ax.*, corps axillaire ; *c.s.*, corps suprarénaux ; *r.*, rein (ce dernier n'atteint pas la zône représentée chez *Pristiurus*). Les traits horizontaux superposés indiquent les limites des vertèbres.

pas pu suivre les suprarénaux bien loin en arrière de l'extrémité antérieure de l'interrénal, chez *Scyllium canicula*, et qui par

conséquent, en oublie environ six paires en arrière. Toutefois cette métamérie n'est pas toujours parfaite, et chez les Raies le nombre des corps, qui sont irrégulièrement disposés du reste, est loin de répondre exactement à celui des segments entrant dans la constitution de la cavité abdominale.

Il m'a semblé utile de reprendre entièrement l'étude du nombre des corps suprarénaux, puis de comparer ce dernier à celui des segments abdominaux dans les espèces que j'ai citées plus haut.

La numération des corps suprarénaux présente quelques difficultés qu'il est bon de signaler. En effet, la forme et le volume de ces organes sont souvent très différents, de sorte que l'on est embarrassé pour dire si certains corps plus volumineux résultent de la fusion de plusieurs corps primitivement distincts ou s'ils n'en représentent qu'un seul. De semblables fusions se sont toujours opérées au niveau du corps axillaire, ainsi qu'on l'a déjà vu plus haut. Mais elles peuvent se rencontrer ailleurs et il n'est pas rare de voir des corps en forme d'haltère qui doivent manifestement résulter de la fusion de deux suprarénaux consécutifs. Il existe aussi des cas où l'irrégularité est telle que tout en étant certain de l'existence de fusions on est incapable de préciser leur étendue et le nombre des corps qui y ont pris part ; c'est le cas par exemple pour beaucoup de Raies. Néanmoins on verra plus loin que toutes ces modifications s'expliquent aisément et n'empêchent pas de formuler une règle générale que l'on pourrait appeler la *loi de position* de ces corps.

Pour faire le dénombrement des organes suprarénaux j'ai toujours mis à part le corps axillaire que j'ai compté pour un. Il résulte visiblement cependant de la fusion d'un certain nombre de corps qui chez quelques espèces se laissent encore assez aisément distinguer les unes des autres (*Squatina angelus*). Mais bien qu'on puisse déterminer avec assez de vraisemblance dans bien des cas le nombre des suprarénaux qui concourent à sa formation (nombre qui dans les espèces à suprarénaux bien métamériques répond vraisemblablement à celui des métamères antérieurs où il existe seul), il y a néanmoins trop de cas où cette détermination est impossible pour qu'on puisse la tenter pour toutes les espèces que j'ai étudiées. Aussi pour éviter des hypothèses difficiles à vérifier, je considérerai à part le corps axillaire et l'ensemble des corps de même nature situés en arrière de lui.

Pour ces derniers, il peut se présenter encore certaines difficultés tenant à des fusions susceptibles de se produire dans diverses régions sans aucune régularité. Dans certains cas ces fusions sont tellement nettes qu'on ne peut douter de leur existence et du nombre de corps qui y ont pris part. Ainsi chez les Squales, on voit souvent dans la rangée régulière des suprarénaux métamériques un corps en haltère, dont la situation par rapport à ceux du côté opposé qui sont restés individualisés, aux vertèbres et aux vaisseaux, montre clairement qu'il résulte de la fusion de deux corps voisins. Dans d'autres cas au contraire, comme chez les Raies, la forme extérieure et les dimensions de ces organes sont si irrégulières, il y a si peu de concordance entre leur nombre et celui des segments de la cavité abdominale, qu'il est fort difficile de dire si chacun d'eux répond à un corps unique ou bien à la fusion d'un nombre variable de corps. La difficulté est d'autant plus grande que le nombre de ces organes, aussi bien que leur situation par rapport à la colonne vertébrale diffèrent le plus souvent à droite et à gauche chez le même animal. Dans ces cas, j'ai cru devoir compter pour un tout corps bien individualisé et distinct, alors même que son volume aurait été un peu supérieur à la moyenne, en m'aidant du reste pour cette détermination de la distribution des corps situés dans la moitié opposée. Si par exemple dans une certaine étendue de la cavité abdominale on trouve à droite un seul corps allongé, tandis qu'il en existe trois petits arrondis à gauche, on pourra penser que le premier résulte de la fusion de trois corps. Mais si au contraire il n'a en face de lui qu'un petit corps ovoïde, on ne pourra déterminer s'il est simple ou multiple, surtout si à l'examen des régions adjacentes on ne voit rien qui indique le transport des corps de ces régions et leur fusion avec lui.

En présence de ces difficultés j'ai compté chez les Raies le nombre maximum de corps que l'on pouvait obtenir en prenant pour base le côté où ils étaient le plus nombreux et en comptant aussi pour deux, ceux des corps dont la forme en haltère et leur position par rapport à leurs homologues du côté opposé parlaient manifestement en faveur de leur dualité. De cette façon on peut tout au plus craindre de donner un chiffre un peu plus fort que le chiffre réel. Mais on verra que la différence entre le nombre des corps ainsi compté est encore telle, chez les diverses espèces, qu'elle a une valeur incontestable et mérite d'attirer l'attention.

Si la numération des corps suprarénaux est difficile, il convient cependant d'indiquer ici que dans beaucoup de cas toute incertitude est levée par l'examen des injections vasculaires. Celles-ci, bien mieux que la forme extérieure permettent de saisir l'unité ou la pluralité d'un corps. L'étude attentive de la vascularisation m'a permis, comme on le verra plus loin, de préciser nettement l'individualité des corps suprarénaux, de comprendre comment s'effectue leur fusion et m'a fourni en somme pour les dénombrer un critérium bien plus sur que celui tiré simplement de leur forme extérieure et de leur volume.

En même temps que les corps suprarénaux j'ai compté les segments vertébraux répondant à la cavité abdominale et leur nombre est indiqué dans le tableau p. 29. Cette numération des vertèbres ou mieux des segments entrant dans la composition de la région abdominale donne lieu à quelques remarques préalables.

Chez les Raies, une portion plus ou moins longue de la colonne vertébrale répondant à la partie antérieure de la cavité abdominale est formée d'une masse cartilagineuse continue et non divisible en vertèbres. Dans ce cas j'ai établi le nombre des segments par celui des paires rachidiennes. D'autre part la détermination que j'ai employée habituellement du nombre des métamères par celui des vertèbres demande une explication : on sait que les vertèbres ne répondent pas toujours exactement aux segments du corps et qu'il y a parfois deux corps vertébraux pour un seul segment (demi-vertèbres, diplospondylie). Mais cela ne se rencontre généralement que dans la queue, et les demi-vertèbres cessent d'exister au niveau de la partie postérieure de la cavité abdominale (P. Mayer [86, p. 265]). Par conséquent il ne peut pas y avoir là une grande cause d'erreur. Et si dans quelques-unes des espèces que j'ai examinées j'ai compté comme segments une ou deux demi-vertèbres, l'erreur ne peut pas être très considérable.

Squales. — Parmi les Squales, on remarque que pour la plupart des espèces le nombre des corps en dehors de l'axillaire est égal à celui des segments diminués de deux à cinq. Ainsi dans un *Mustelus lævis* dont la cavité abdominale comprenait 25 segments, on trouvait 22 corps, plus un axillaire. Chez un *Scyllium canicula* avec 29 segments, il en existait 24 en dehors de l'axillaire. Par conséquent, si l'on se souvient que le corps axillaire est toujours

manifestement le résultat de la fusion de plusieurs suprarénaux, on voit que chez ces Squales on peut considérer ces derniers comme égaux en nombre aux segments vertébraux, c'est-à-dire comme rigoureusement métamériques.

Il y a du reste des variations individuelles dans le nombre des corps postérieurs à l'axillaire. Mais elles s'expliquent aisément parce qu'un nombre variable de corps peuvent se fusionner pour former le corps axillaire et il est tout naturel de penser que si ce dernier s'étend en arrière plus loin dans un cas, que dans un autre, on devra trouver, dans le premier cas un nombre total de corps moins considérable que dans le second. Comme l'étendue de la fusion des corps antérieurs en une masse unique (corps axillaire) varie non seulement suivant les divers individus, mais encore parfois chez le même individu dans les moitiés droite et gauche du corps, on comprend que le nombre des organes suprarénaux puisse être différent à droite et à gauche. Toutefois ces variations sont peu importantes et on peut dire d'une manière générale que dans les espèces suivantes le nombre des corps est sensiblement égal à celui des segments : *Scyllium catulus*, *Sc. canicula*, *Mustelus lævis*, *M. vulgaris*, *Galeus canis*, *Hexanchus griseus*, *Echinorhinus spinosus*, *Acanthias vulgaris*, *A. Blainvillei*, *Squatina angelus*. Dans toutes ces espèces les corps sont à peu près métamériques et leur métamérie est tout à fait comparable par sa régularité et en même temps par les faibles oscillations qu'elle peut montrer, à celle d'autres organes des mêmes animaux, tels que les entonnoirs péritonéaux (Guitel [1900, p. XXXIII]).

Il semble donc que la répétition métamérique soit la loi qui régit la position de ces corps. Il existe pourtant chez les Squales quelques espèces qui font exception à cette règle, par exemple *Pristiurus melanostomus*, *Centrina vulpecula* et *Carcharias glaucus*. Chez le premier on trouve une différence assez forte entre le total des segments et celui des corps. Par exemple pour 28 vertèbres, on ne compte dans certains cas que 20 corps en arrière de l'axillaire. Ce nombre n'est du reste pas fixe, il peut monter à 22 et quelquefois à 23, mais il est presque toujours inégal pour les deux moitiés d'un même individu. Semper [75, p. 229] avait déjà observé cette discordance entre le nombre des segments et celui des suprarénaux, et il admettait même qu'elle était régulière, c'est-à-dire qu'il existait un corps pour deux segments ou si l'on veut qu'un segment pourvu

d'un corps alternait régulièrement avec un segment qui en manquait. Cette alternance était intervertie pour chacune des moitiés du corps,

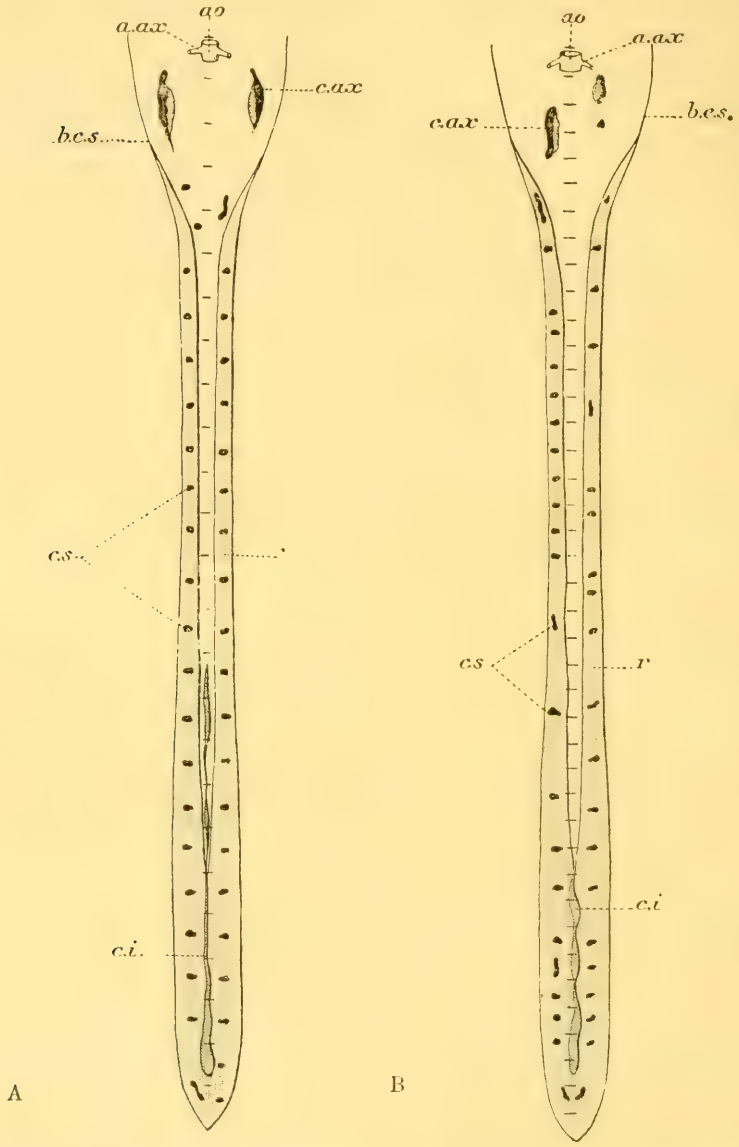


Fig. 2. — Ensemble des corps suprarénaux (schéma). — A, *Mustelus lævis ;* B, *Centrina vulpecula ; ao.*, aorte ; *a.ax.*, artère axillaire ; *b.e.s.*, bord externe du sinus ; *c.ax.*, corps axill. ; *c.i.*, corps interrénal ; *c.s.*, corps suprarénaux ; *r.*, rein.

de sorte que l'on trouvait toujours pour chaque segment un corps suprarénal, mais un seul, et que ce corps alternait dans deux segments consécutifs, étant placé pour l'un à droite et pour l'autre à gauche. Cette loi n'est pas vraie pour tous les cas, et si l'on peut constater une semblable alternance pour quelques segments consécutifs, elle ne se répète pas dans toute la longueur de la cavité, abdominale ; et au contraire, à partir de la moitié postérieure, les corps suprarénaux sont très régulièrement métamériques et pairs.

Chez *Centrina vulpecula* la différence entre le nombre des segments et celui des corps est très grande. Elle l'est certainement beaucoup trop pour que l'on puisse considérer le corps axillaire comme la compensant. En effet on compte dans la cavité abdominale 41 segments, tandis qu'il n'y a que 26 corps, plus l'axillaire. Or l'axillaire ne s'étend que sur une région très limitée comprenant environ quatre à cinq corps vertébraux et sa taille aussi bien que sa forme montrent qu'il résulte tout au plus de la fusion des quatre à cinq corps correspondants. Il n'y a donc plus une concordance aussi parfaite qu'auparavant entre la métamérie vertébrale et la métamérie suprarénale. Ce cas est représenté du reste par le schéma n° 2, B, lequel montre qu'il n'y a pas partout une paire de corps suprarénaux correspondant à chaque vertèbre. Là aussi, au niveau d'un certain nombre de vertèbres consécutives, on pourrait trouver une alternance comme celle signalée plus haut chez *Pristiurus*. Mais il est aisé de voir aussi que ces alternances n'ont rien de régulier et qu'elles ne constituent pas la loi de position de ces organes.

Chez *Carcharias glaucus* il y a aussi une grande différence entre le nombre des segments et celui des corps suprarénaux. Cette différence est la plus marquée que nous ayons rencontrée dans le groupe des Squales puisque le nombre des segments étant de 72, celui des corps suprarénaux ne s'élève qu'à 37. Comme l'axillaire comprend toujours plusieurs corps fusionnés, le nombre total de ces derniers est donc un peu supérieur à la moitié du nombre des segments.

Raies. — Chez les Raies il existe partout une discordance assez marquée entre le nombre des corps et celui des segments vertébraux.

Pour étudier la loi de position des organes suprarénaux dans ce groupe l'exemple fourni par *Torpedo marmorata* est particulièrement favorable, parce que les corps axillaires chez cet animal

ne se fusionnent pas avec ceux qui les suivent et que par conséquent lors même qu'il existerait des unions secondaires entre des corps consécutifs à l'axillaire, celles-ci ne sont pas assez nombreuses pour modifier beaucoup le nombre de ces éléments. Or chez la Torpille on voit que, en dehors de l'axillaire, il y a seulement 14 paires de corps suprarénaux pour 24 vertèbres. Il y a donc là encore une discordance assez grande entre les deux métaméries. On peut signaler aussi chez la Torpille une disposition assez singulière du corps axillaire, ainsi qu'il est facile de le constater sur le schéma n° 6 (voyez p. 35).

Le corps axillaire est situé chez cet animal sur le tronc de l'artère de même nom qu'il entoure. Le corps suprarénal qui le suit appartient au segment suivant ou tout au plus au 2e segment après l'artère axillaire. Il semble donc qu'il y aurait dans ce cas une infraction à la règle posée plus haut, que l'axillaire résulte de la fusion des suprarénaux appartenant à plusieurs segments consécutifs. Mais il n'en est rien parce que le volume du corps axillaire est dû en majeure partie au développement du tissu nerveux qui entre dans sa constitution, et aussi à celui de l'artère qu'il enveloppe et autour de laquelle il forme un mince manchon, où la substance suprarénale proprement dite n'entre que pour une faible part.

Dans le genre *Raja* la disposition est à peu près la même, et il y a une assez grande différence entre le nombre des segments vertébraux et celui des corps, comme on pourra s'en rendre compte dans le schéma ci-joint (fig. 3). C'est un exemple des difficultés que l'on peut rencontrer dans le dénombrement des corps. Les suprarénaux les plus antérieurs se sont fusionnés avec l'axillaire pour former un cordon continu s'étendant parfois sur une assez grande longueur, sur le tiers ou le quart de la cavité abdominale. Il n'en est pas moins vrai que sur ce schéma une discordance frappante existe entre la métamérie vertébrale et celle des suprarénaux, là où ceux-ci sont nodulaires et isolés, c'est-à-dire dans la partie postérieure du corps. On remarquera aussi dans cette région que les corps isolés ne sont pas toujours placés symétriquement à la même hauteur des deux côtés de la ligne médiane.

Chez *Trygon pastinaca* la disposition est, d'une manière générale, la même que chez les types de Raies précédemment étudiées. Mais il y a encore une plus grande différence entre le nombre des vertèbres et celui, des corps puisqu'on ne trouve en dehors de

l'axillaire que 19 paires de corps, alors qu'il y a 64 vertèbres. Cette différence est la plus forte que j'ai observée, aussi ai-je tenu à

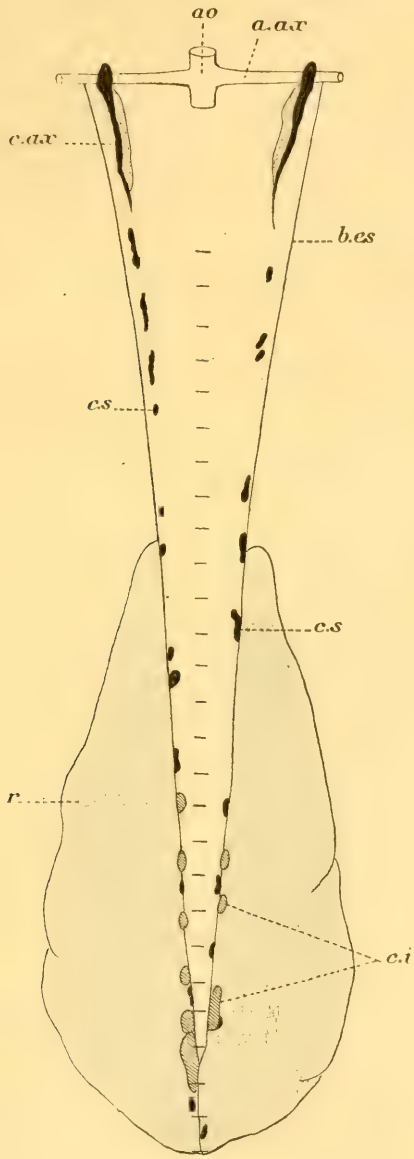


Fig. 3. — *Raja clavata* (schéma). — *ao.*, aorte ; *a.ax.*, artère axillaire ; *b.e.s.*, bord externe du sinus ; *c.ax.*, corps axill. : *c.i.*, corps interrénal ; *c.s.*, corps suprarénal.

m'assurer autant que possible de son exactitude. Pour cela j'ai enlevé, sur une étendue correspondant à un nombre connu de vertèbres, la paroi abdominale postérieure avec les vaisseaux et les corps qu'elle renfermait et j'ai monté le tout en préparation permanente dans le baume. Or, sur une étendue de 25 vertèbres, il y avait seulement 10 corps, de grosseur très inégale, placés à des hauteurs différentes, et présentant une forme très irrégulière et une tendance à se réduire en petits fragments visibles seulement à l'aide de grossissements moyens. Quelques-uns d'entre eux, allongés, paraissaient résulter de la fusion de deux corps voisins réunis par un petit pont de substance ; d'autres très grêles semblaient formés par l'étirement en longueur de la substance d'un seul corps.

Chez *Myliobatis aquila* la disposition est à peu près la même que chez les autres Raies. Certains suprarénaux sont très petits et à peine visibles à l'œil nu. Ils sont groupés d'une façon asymétrique par rapport à la ligne médiane et sont beaucoup moins nombreux que les segments vertébraux.

Le tableau ci-joint donne à la fois le nombre des corps suprarénaux et celui des segments de la région dans laquelle ils existent chez les Squales et les Raies que j'ai étudiés. Ce qui a été dit plus haut des variations individuelles suffit pour indiquer qu'il ne s'agit, pour la plupart des cas, que de chiffres moyens, obtenus d'après l'examen de plusieurs individus et que l'on peut toujours trouver des cas un peu différents de ceux qui ont été donnés ici. Les espèces ont été groupées sans tenir compte de leurs affinités naturelles et simplement d'après le nombre de leurs corps suprarénaux, et si l'on peut ainsi parler, d'après le degré de métamérie de ces derniers (1).

(1) Pendant l'impression et après que le tableau a été composé, j'ai eu l'occasion de faire ces numérations chez *Lamna cornubica* Cuv. Dans cette espèce il y a 53 segments et 42 corps suprarénaux, y compris l'axillaire. La différence, est de 11. Par conséquent *Lamna cornubica* doit prendre place dans notre tableau entre *Pristiurus* et *Centrina*, et plus près de ce dernier.

ESPÈCES	NOMBRE des SEGMENTS	NOMBRE des corps SUPRARÉNAUX	DIFFÉRENCE
SQUALES : *Squatina angelus*.....	26	24	2
Mustelus lævis.....	25	23	2
Mustelus vulgaris.....	29	26	3
Acanthias vulgaris.....	34	31	3
Acanthias Blainvillei...	33	29	4
Galeus canis.....	32	28	4
Hexanchus griseus.....	36	32	4
Echinorhinus spinosus..	32	28	4
Scyllium catulus.....	33	29	4
Scyllium canicula.....	29	25	4
Pristiurus melanostomus	28	22	6
Centrina vulpecula.....	41	27	14
Carcharias glaucus.....	72	37	35
RAIES : *Torpedo marmorata*....	24	15	9
Raja clavata.....	34	17	17
Raja punctata.....	33	13	20
Raja mosaïca.....	39	13	26
Raja marginata.....	46	13	33
Myliobatis aquila.....	59	20	39
Trygon pastinaca.....	64	20	44

Comment peut-on passer de la métamérie si nette de ces corps chez nombre de Squales à la disposition si différente qui se manifeste déjà dans *Centrina* et qui arrive à son plus haut degré chez *Trygon* ? Cette question se résout par l'étude du système artériel, laquelle montre que la disposition et le nombre des corps suprarénaux sont étroitement liés à la disposition et au nombre des artères segmentaires. Là où ces dernières sont métamériques les corps le sont aussi, là où les artères sont moins nombreuses que les segments vertébraux et distribuées avec une certaine irrégularité, les corps suprarénaux le sont également.

Etudions d'abord les rapports des corps suprarénaux avec le système artériel dans un certain nombre d'espèces.

RAPPORTS DES CORPS SUPRARÉNAUX AVEC LE SYSTÈME ARTÉRIEL.

Parmi les Squales, l'*Acanthias vulgaris* présente une disposition très régulière. En effet, à part le corps axillaire et trois petits corps

irréguliers en arrière de celui-ci, tous les autres corps suprarénaux montrent une métamérie remarquablement nette jusqu'à la fin de la cavité abdominale. C'est-à-dire que seuls les corps répondant aux sept premiers segments vertébraux (fig. 4 du texte) à partir de l'artère axillaire sont irréguliers. L'injection montre qu'immédiatement en arrière de l'axillaire les artères qui naissent sur l'aorte ne sont pas régulièrement métamériques, tandis qu'à partir de la 6e ou de la 7e vertèbre l'aorte émet régulièrement une paire d'artères segmentaires ou intercostales jusqu'à la terminaison de la cavité générale. Il y a, à partir du point considéré environ 29 paires d'artères segmentaires.

On remarquera que ces artères ne sont pas toutes égales en calibre et en importance. Elles naissent régulièrement par paire à peu près au milieu du corps de la vertèbre, mais les deux artères d'une paire ne sont pas toujours d'égal volume. L'une peut être beaucoup plus grosse que l'autre et les gros troncs succèdent ainsi aux

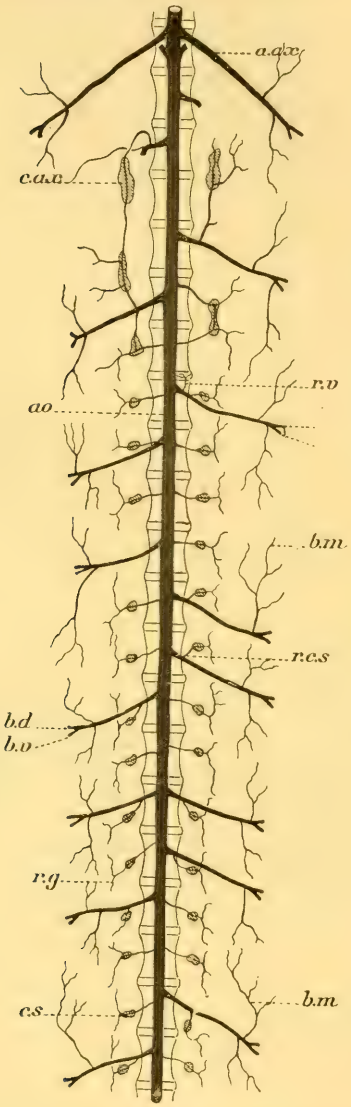


FIG. 4. — *Acanthias vulgaris* (schéma). Partie antérieure de l'aorte avec ses branches. — *ao.*, aorte ; *a.ax.*, artère axillaire ; *b.d.*, branche dorsale ; *b.m.*, branche musculaire ; *b.v.*, branche ventrale d'une artère intercostale ; *c.ax.*, corps axillaire ; *c.s.*, corps suprarénal ; *r.c.s.*, rameau pour le corps suprarénal ; *r.g.*, rameau pour les glomérules du rein ; *r.v.*, rameau vertébral.

troncs grêles sans aucune régularité, soit qu'on les envisage par paire et bilatéralement, soit qu'on les considère d'un seul côté. Néanmoins, s'il n'y a pas une régularité absolue dans la succession de ces branches, on ne trouve jamais une longueur de plus de trois segments pourvue seulement d'artères grêles. Cela s'explique aisément de la manière suivante : les différences de calibre entre ces artères qui sont toutes segmentaires et par suite homodynames tiennent simplement à leur rôle respectif. En effet, les grosses artères fournissent toutes les branches habituelles des intercostales telles que nous ont appris à les connaître les travaux de Hyrtl [58, p. 29], de Parker [86, p.701] et de P. Mayer [88, p. 314] tandis que les artères grêles ne fournissent qu'une partie de ces rameaux.

Les grosses artères, à peu près au niveau de leur émergence, fournissent d'abord un petit rameau délicat pour les corps vertébraux (*r. v.*, fig. 4), qui pour plus de netteté n'a été représenté qu'une fois, puis un second rameau plus volumineux (*r. c. s.*) destiné au corps suprarénal correspondant. Après avoir émis ces deux collatérales, le tronc de l'intercostale arrivé à une distance variable de la ligne médiane se bifurque en deux branches une dorsale (*b. d.*) et une branche ventrale (*b. v.*). Ces deux branches nourrissent les muscles du segment auquel elles appartiennent et aussi une grande partie de ceux des segments suivants qui ne sont irrigués que par des artères grêles.

Les artères grêles donnent un petit rameau vertébral comme les précédentes, puis elles traversent toujours un corps suprarénal dont elles fournissent les vaisseaux et se continuent au delà de ce dernier par un rameau délié qui va fournir aux glomérules du rein (*r. g.*).

Dans toute la région où le système artériel présente cette métamérie régulière, les corps suprarénaux sont eux aussi rigoureusement métamériques : ils sont situés sur le trajet même des artères grêles et traversés par elles ou bien sur la collatérale qui leur est propre. Comme cette dernière est généralement courte, ils sont plus ou moins étroitement accolés au tronc de l'intercostale dont il est assez difficile de les séparer par la vue lorsqu'on n'a pas fait l'injection histologique préalable qui délimite chaque territoire vasculaire particulier.

En avant de cette région, c'est-à-dire dans la partie correspondante aux cinq ou six premières vertèbres après l'axillaire, la

métamérie des vaisseaux artériels n'est plus aussi nette et plusieurs intercostales manquent. Cela tient sans doute au voisinage des artères axillaires volumineuses, qui fournissent dans cette région des branches musculaires importantes remplissant ici le rôle des branches analogues des artères intercostales, devenues ici inutiles par suite de cette suppléance.

Les corps suprarénaux antérieurs y compris l'axillaire, inégaux de grandeur, de forme et de position sont placés sur des artères longitudinales qui relient entre elles les quelques intercostales persistantes d'un même côté. Il en résulte des rapprochements de corps appartenant typiquement à des segments différents, mais qui se sont fusionnés en une masse dans laquelle il est impossible de distinguer les segments primitifs. Nous verrons du reste ailleurs cette fusion de différents corps suprarénaux en une seule masse irrégulière se faire pour ainsi dire sous nos yeux avec tous ses modes et toutes ses phases de transition.

Ainsi dans le genre *Scyllium*, sur une longueur un peu plus grande que chez l'*Acanthias*, les corps suprarénaux antérieurs y compris l'axillaire sont assez irréguliers. Cette irrégularité peut se retrouver avec de nombreuses variations individuelles du reste, sur toute l'étendue des dix premiers segments à partir de l'axillaire. Dans toute cette zone antérieure on constate à l'aide des injections la disposition suivante des intercostales : la portion périphérique de ces artères existe pour la plupart (*p. p.* fig. 5 du texte) mais dans un certain nombre d'entre elles leur segment interne, ou si l'on préfère leur origine aortique a avorté. Dans ce cas, une artère intercostale complète et typique émet une branche longitudinale parallèle à l'aorte qui vient s'anastomoser avec le segment périphérique de l'artère intercostale suivante manquant de bout central, et se continue avec lui. Il en résulte que deux artères segmentaires consécutives du même côté ont un tronc d'origine unique, ou qu'une intercostale type se branche en baïonnette pour fournir le rameau du métamère voisin. Cette sorte de suppléance des rameaux d'origine des artères segmentaires peut s'étendre à plusieurs segments consécutifs et on peut voir dans le schéma n° 5 un tronc à trois branches.

Dans ces conditions les corps suprarénaux, qui siègent toujours à l'intersection de la partie périphérique et de la partie centrale de l'intercostale, se trouvent naturellement au point d'arrivée de

l'anastomose longitudinale qui vient suppléer la partie interne d'une intercostale manquante. Et comme ces troncs anastomotiques ont une tendance marquée à se réduire en longueur, il arrive fréquemment que deux corps suprarénaux voisins rapprochés l'un de l'autre finissent par se fusionner, ainsi que l'a déjà vu CHEVREL [89, p. 22]. On trouve tous les intermédiaires entre la simple juxtaposition et la fusion complète. Cette fusion est portée à un plus haut degré dans la partie qui suit immédiatement l'artère axillaire. A ce niveau il existe chez *Scyllium* une anastomose déjà vue par la plupart des auteurs entre l'axillaire et la première intercostale. Le long de cette anastomose se trouve une masse de substance suprarénale (corps axillaire), répondant très probablement à un nombre de corps suprarénaux égal à celui des segments compris entre l'artère axillaire et la première artère intercostale. Cette dernière peut varier de position, et être placée plus ou moins loin de l'artère axillaire, d'où une longueur variable de la

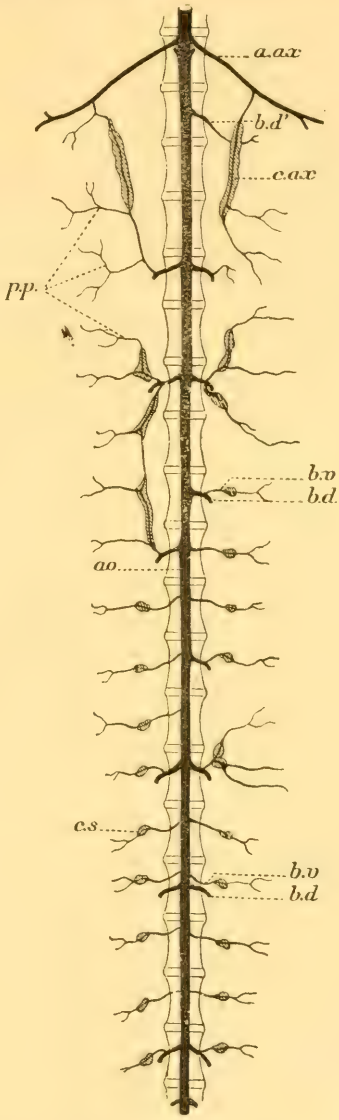


FIG. 5. — *Scyllium canicula* (schéma). Partie antérieure de l'aorte avec ses branches. — *ao.*, aorte ; *a.ax.*, artère axillaire ; *b.d.*, branche dorsale ; *b.d'.*, branche dorsale passant en arrière du corps axillaire ; *b.v.*, branche ventrale ; *c.ax.*, corps axillaire ; *c.s.*, corps suprarénal ; *p.p.*, partie périphérique des premières intercostales.

masse suprarénale située sur l'anastomose. On comprend ainsi comment le corps axillaire peut dans une même espèce répondre à un nombre variable de suprarénaux.

On rencontre aussi chez *Scyllium* une disposition du système artériel sur laquelle il faut insister, parce qu'on la retrouvera très développée dans le groupe des Raies. C'est le fait que l'artère intercostale ou segmentaire peut se dédoubler sur toute sa longueur, c'est-à-dire jusqu'à son origine sur l'aorte, en ses deux branches principales, branche ventrale et branche dorsale. Le corps suprarénal est toujours situé sur la branche ventrale. Il peut arriver que l'une de ces deux branches existe seule pour un segment. C'est le cas qui s'est produit en *b d'* dans la fig. 5 du texte, où l'on voit le rameau dorsal d'une intercostale, situé au niveau de la seconde vertèbre à partir de l'axillaire, passer en arrière de la masse suprarénale correspondante, sans contracter avec elle aucune anastomose.

Des injections faites chez *Galeus canis*, *Mustelus lævis* et *Squatina angelus* montrent que les choses sont fondamentalement les mêmes dans ces trois espèces et que les corps sont régulièrement segmentaires comme les artères elles-mêmes, à partir de la 5e ou 6e vertèbre en arrière de l'axillaire. Il peut se produire dans la région postérieure quelque fusion de deux corps successifs, qui prennent ainsi la forme d'un sablier en se joignant par une partie amincie, mais cela n'altère pas la disposition générale qui reste au fond la même que dans les genres ci-dessus décrits.

Parmi les Raies, la disposition des corps suprarénaux est beaucoup moins régulièrement segmentaire que chez les Squales. Cet arrangement est d'ailleurs en rapport avec celui des vaisseaux sanguins. Chez *Torpedo marmorta*, la fig. 6 du texte montre que les intercostales sont assez irrégulièrement distribuées. Les unes sont constituées comme les intercostales typiques, c'est-à-dire présentent un tronc commun qui se divise en une branche dorsale (*b.d.*) et une branche ventrale (*b.v.*) sur le trajet de laquelle se trouve un corps suprarénal. D'autres, sont réduites simplement à leur branche dorsale qui n'a rien à faire avec l'irrigation du suprarénal. Si l'on ajoute à cette distribution particulière le fait qu'une artère segmentaire peut manquer dans deux métamères consécutifs, ou bien que l'artère du corps suprarénal peut faire défaut au niveau d'un segment muni seulement d'un rameau dorsal, on comprend aisément que les corps ne soient pas rigoureusement métamériques

et qu'ils ne soient pas placés non plus à la même hauteur à droite et à gauche, puisque assez fréquemment, les artères segmentaires

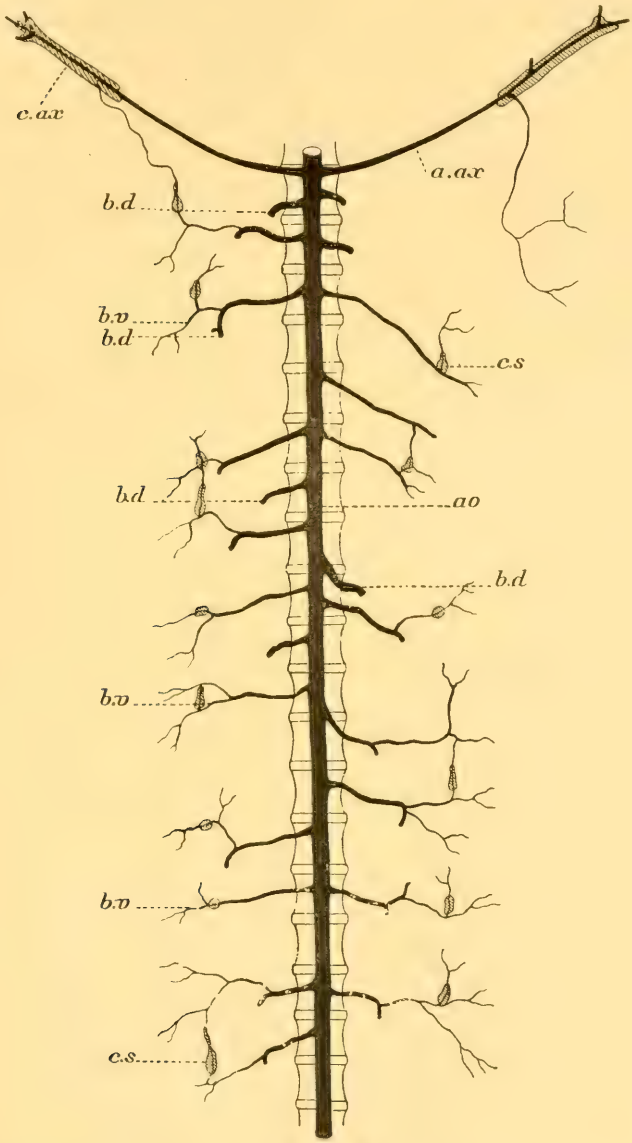


FIG. 6. — *Torpedo marmorata* (schéma). Partie antérieure de l'aorte avec ses branches. — *a.o.*, aorte ; *a.ax.*, artère axillaire ; *b.d.*, branche dorsale ; *b.v.*, branche ventrale ; *c.ax.*, corps axillaire ; *c.s.*, corps suprarénal.

ne naissent pas par paires au même niveau, mais sont au contraire impaires et asymétriques. Des fusions peuvent aussi exister entre des corps voisins : elles sont tout particulièrement développées dans la partie antérieure de la cavité abdominale, notamment dans le genre *Raja*.

Cette étude montre que les corps suprarénaux sont intimement liés aux vaisseaux, et que leur nombre dépend du nombre des artères intercostales de l'individu ou plus exactement des branches ventrales de ces dernières. Là où ces artères sont rigoureusement métamériques et en même nombre que les segments vertébraux, les corps sont eux aussi rigoureusement métamériques et au nombre d'une paire pour chaque vertèbre. Là au contraire où les artères segmentaires disparaissent, les corps manquent de même et leur nombre total est assez inférieur à celui des segments, si cette disparition des artères segmentaires se fait sur une grande étendue. Ainsi chez *Torpedo*, où il existe en moyenne 24 segments vertébraux dans la cavité abdominale, il n'y a, en plus de l'axillaire, que 12 à 14 corps suprarénaux placés sur autant d'artères segmentaires ou mieux de branches ventrales de celles-ci. Certaines artères segmentaires étant représentées seulement par leur branche dorsale, laquelle ne peut porter de corps suprarénal, le nombre total des artères segmentaires dépasse le nombre de ces corps.

L'absence de certaines artères intercostales paraît être sous la dépendance du développement exagéré des vaisseaux homodynames voisins, et liée à ce fait que les vaisseaux plus développés confisquent à leur profit des territoires vasculaires qui primitivement ne dépendaient pas d'eux. Ainsi lorsqu'on considère l'axillaire, qui est une simple branche intercostale développée au delà des dimensions ordinaires, à cause de la présence de la nageoire pectorale qu'elle irrigue, on voit que cette artère fournit des rameaux aux muscles des deux ou trois premiers segments situés en arrière d'elle, qui devraient typiquement être vascularisées par les artères segmentaires correspondantes. Il est problable qu'à un moment donné du développement les réseaux capillaires des muscles de ces segments se sont mis en communication avec l'artère axillaire. Celle-ci devenant de plus en plus volumineuse a fourni à ces réseaux plus de sang que celui qui leur était apporté par leurs propres branches d'origine, et alors ces dernières se sont atrophiées peu à peu et ont cédé leur rôle nourricier à leur puissante voisine.

Cette conception du développement de certains territoires vasculaires et du transfert de certains réseaux capillaires d'un tronc à un autre est appuyée par nombre de faits en embryologie. On peut voir en effet certaines branches d'un réseau vasculaire primitivement très régulier et formé de vaisseaux d'égal volume prendre une importance plus grande et devenir les troncs principaux d'un arbre vasculaire, différencié ainsi par simple accroissement local, au sein du réseau primitif. Telles sont les artères vitellines de l'embryon du Poulet, et il est facile de se rendre compte en consultant les belles illustrations de l'aire vasculaire données par Mathias Duval [89, Pl. vi et vii] que, dans ce cas, c'est la direction du courant sanguin qui détermine la formation des rameaux principaux au sein de ce réseau primitivement si uniforme et crée ainsi, à la place d'un lacis à mailles toutes égales, des voies de distribution du sang particulières, ayant chacune un territoire propre. Des transitions permettant de saisir la transformation d'un réseau primitif en un vaisseau simple ont été données aussi par M. Vialleton [92, p. 15]. En ce qui concerne les vaisseaux dont nous nous occupons, il faut remarquer que, à côté du développement exagéré d'une artère segmentaire, la présence de branches anastomotiques longitudinales bien développées intervient comme cause d'atrophie de certaines artères segmentaires. Ces anastomoses puissantes, fournissant directement les réseaux capillaires des organes voisins, les intercostales, qui auraient été typiquement chargées de les irriguer, ne se développent pas. Inutile d'ajouter que le principe de toutes ces modifications n'est autre que l'excitation fonctionnelle.

FORME DES CORPS SUPRARÉNAUX ET LEURS RAPPORTS AVEC LE SYSTÈME NERVEUX GRAND SYMPATHIQUE

La forme des corps suprarénaux est très simple (fig. 1. Pl. I). Là où ils sont très régulièrement segmentaires ils consistent en de petits corps sphériques aplatis, plus souvent ovoïdes avec une extrémité amincie dirigée en dedans c'est-à-dire du côté où leur arrive l'artère.

Souvent lorsque deux corps sont voisins ils tendent à se fusionner et prennent alors l'aspect d'une haltère. Les corps antérieurs présentent à un haut degré la tendance à confluer entre eux et revêtent

souvent la forme de cordons allongés qui s'étendent parfois sur une grande longueur. Ainsi chez *Raja marginata* on voit tous les corps antérieurs réunis en un long cordon irrégulier moniliforme qui va depuis l'artère axillaire jusqu'à l'extrémité antérieure du rein, c'est-à-dire sur une longueur de 10 à 12 segments.

Le plus antérieur des corps suprarénaux, en général plus volumineux que les autres, est très souvent situé sur l'artère axillaire elle-même, du moins il en est ainsi chez toutes les Raies que j'ai étudiées *(Raja, Torpedo, Trygon, Myliobatis)*. Dans ce cas, ou bien son grand axe est placé parallèlement à celui de l'artère qu'il embrasse sur une certaine longueur *(Torpedo)*, ou bien il est

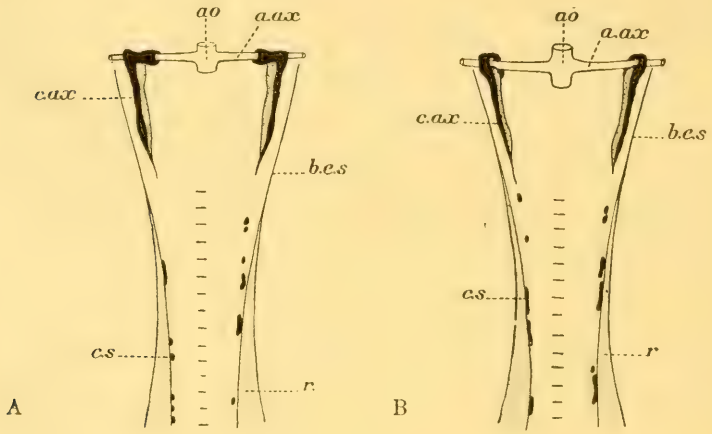


Fig. 7. — Corps suprarénaux antérieurs (schéma). — A, *Myliobatis aquila;* B, *Trygon pastinaca*; *ao.*, aorte ; *a.ax.*, artère axillaire ; *b.e.s.*, bord externe du sinus ; *c.ax.*, corps axillaire ; *c.s.*, corps suprarénal.

parallèle à la ligne des suprarénaux et alors son extrémité antérieure est seule en rapport avec l'artère axillaire qu'elle croise *(Raja)*, qu'elle embrasse à la façon d'un anneau *(Trygon)*, ou autour de laquelle elle forme un prolongement interne semblable à la tête d'un marteau *(Myliobatis)* (voyez fig. 6, 7 et 8 du texte).

Parmi les Squales, le corps axillaire n'est en rapport immédiat avec cette artère que chez *Pristiurus melanostomus*, où il a une disposition qui rappelle celle des Raies (fig. 1, D, 19). Dans les autres genres de Squales que j'ai étudiés, le corps axillaire situé à quelque

distance en arrière de l'artère de même nom se présente sous la forme d'une masse allongée *(Scyllium, Mustelus)* traversée par une artériole émanée de l'axillaire, ou bien offre l'aspect d'une masse ovoïde, plus ou moins lobée, donnant l'impression que l'on a affaire à un certain nombre de corps fusionnés *(Squatina, Hexanchus, Zygæna, Carcharias)*.

Lorsque les corps suprarénaux ont la forme de cordons allongés, leur contour est beaucoup moins net que lorsqu'ils sont sphériques, et si on les examine au microscope, on voit qu'il en part des irradiations irrégulières qui se terminent souvent en petites boules ou en grains de substance suprarénale invisible à l'œil nu. La fig. 8 du texte grossie deux fois, montre de ces petits corps suprarénaux accessoires ; pour les rendre plus visibles, on a dû exagérer un peu leurs dimensions. Cette disposition est très fréquente, surtout parmi les Raies ; et elle est importante, parce qu'elle indique que la forme de ces corps est moins bien limitée qu'il semble au premier abord, que les corps ont souvent une tendance à être en quelque sorte diffus, et que loin d'être toujours étroitement liés à la présence d'un ganglion nerveux, ils peuvent en être distincts et se rattacher au contraire à la présence d'autres organes (vaisseaux). Nous verrons en effet, à propos de l'étude histologique, que ces petites irradiations de la substance suprarénale se font autour de vaisseaux capillaires analogues à ceux qui forment le réseau propre de ces organes, mais qui, au lieu de rester limités dans une forme déterminée et régulière, envoient de petites fusées aberrantes que l'on retrouve constamment dans les genres *Trygon*,

Fig. 8. — *Raja marginata* (schéma). Rapports des corps suprarénaux avec les ganglions sympathiques. — *a.ax.*, artère axillaire ; *c.ax.*, corps axillaire ; *c.s.*, corps suprarénal ; *g.*, ganglion.

Raja, Myliobatis. Il va sans dire que dans de tels cas, les corps suprarénaux qui émettent ces sortes de prolongements ne sont pas nettement individualisés par une capsule propre, mais ils sont plutôt diffus dans le tissu conjonctif autour de l'artère principale qui leur sert d'axe. On trouvera du reste à propos de la description histologique des détails plus précis sur la disposition de ces capillaires, détails qui feront bien comprendre toutes les variations de forme que peuvent présenter les corps suprarénaux.

Quant aux rapports de ces corps avec les ganglions sympathiques ils ont été bien étudiés par Chevrel [89, p. 29]. Il y a constamment un gros ganglion en rapport avec les suprarénaux antérieurs et le corps axillaire est en réalité formé par l'union intime de ces suprarénaux et du ganglion, disposition indiquée sur nos schémas où la substance suprarénale est figurée en noir, la substance nerveuse en gris. Aussi a-t-on pu dire avec raison qu'une moitié de l'organe est nerveuse et l'autre suprarénale (Balfour [78, p. 241]). Mais Chevrel [89, p. 30] a fait remarquer que pour les petits corps suivants l'union était moins étroite et que les deux organes étaient simplement juxtaposés sans être compris sous une enveloppe commune. C'est là un point très important qui indique bien qu'il n'y a pas une liaison absolue entre les deux substances ganglionnaire et suprarénale. D'ailleurs, pour le corps axillaire, où l'union entre les deux substances est la plus intime, on voit que sa forme est toujours dominée par la disposition des vaisseaux, comme il est facile de s'en rendre compte en étudiant un certain nombre d'espèces. Dans quelques cas, comme chez *Zygaena malleus*, le corps axillaire et le gros ganglion adjacent forment une masse bien individualisée, arrondie, lobée, dans laquelle la substance suprarénale semble copier la forme globuleuse du

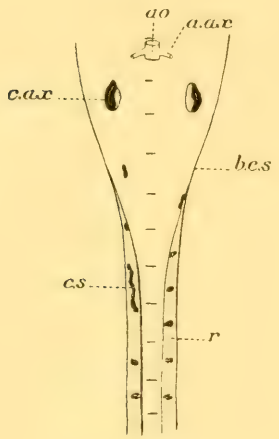


Fig. 9. — *Hexanchus griseus* (schéma). Corps suprarénaux antérieurs. — *ao.*, aorte; *a.ax.*, artère axillaire; *b.c.s.*, bord externe du sinus; *c.ax.*, corps axillaire; *c.s.*, corps suprarénal

ganglion. Il en est encore un peu de même chez *Squatina angelus* et chez *Hexanchus griseus* (fig. 9 du texte). Mais dans la plupart des autres cas, le corps suprarénal axillaire s'allonge beaucoup de part et d'autre de la masse ganglionnaire, pliant ainsi sa forme à celle du vaisseau principal qui le traverse. Il en est ainsi chez *Scyllium*, *Mustelus*, *Galeus*, *Echinorhinus*, *Pristiurus*. Cette forme est liée à la présence d'un vaisseau longitudinal qui est en quelque sorte l'axe du corps et qui est, soit une anastomose entre l'axillaire et la première intercostale (*Scyllium*, *Mustelus*, Raies), soit une anastomose entre les premières intercostales n'atteignant pas l'axillaire (*Acanthias vulgaris*).

Comme on le voit, l'influence de la distribution vasculaire se fait sentir jusque sur le premier corps suprarénal qui est pourtant le plus étroitement lié aux ganglions du sympathique. Pour les autres corps, qui ne sont qu'en contact avec ces ganglions, l'influence des vaisseaux est également prédominante. Ils sont ovoïdes ou sphériques là où leurs capillaires forment un masse globoïde à contours parfaitement réguliers ; ils sont acontraire allongés en radiants là où les capillaires sont moins nettement agglomérés et plus diffus.

Cette indépendance relative des ganglions est parfaitement indiquée par la fig. 8 se rapportant à *Raja marginata* et dans laquelle on voit que la longue bande continue de substance suprarénale suit simplement la ligne des ganglions auxquels elle est accolée sans présenter aucun changement de forme en rapport avec la présence d'un ganglion.

Pour toutes ces raisons, sans vouloir trancher la question de l'origine embryologique des corps suprarénaux, c'est-à-dire sans nier qu'ils puissent venir d'une ébauche commune avec les ganglions sympathiques, je ferai remarquer que dans leur état définitif, leur forme et aussi leur structure, comme on le verra plus loin par l'histologie, dépendent uniquement de la disposition des vaisseaux sanguins.

RAPPORTS DES CORPS SUPRARÉNAUX AVEC LES ORGANES VOISINS ET AVEC LE SYSTÈME VEINEUX

On a vu que les corps suprarénaux peuvent se diviser en deux groupes : 1° un groupe antérieur, comprenant les corps axillaires et les quelques corps suivants, que l'on peut voir dès que les

veines cardinales et les sinus de Monro sont ouverts ; 2° un groupe postérieur comprenant les corps cachés par le rein. Cette division topographique est aussi bien applicable aux Raies qu'aux Squales, mais l'importance de chaque groupe varie beaucoup suivant les espèces. Chez quelques Raies on peut même apercevoir les corps jusqu'à l'extrémité postérieure du rein sans déplacer cet organe ; mais pour les bien voir, il est préférable de faire une dissection préalable. Parmi les Squales, chez ceux dont le rein se prolonge fort en avant *(Echinorhinus, Hexanchus, Mustelus, Galeus, Acanthias, Centrina)*, le groupe antérieur est très réduit. Il est au contraire bien plus développé chez les animaux à reins courts comme *Scyllium, Pristiurus.*

Il est très utile, pour bien comprendre les rapports des corps dans ces différentes régions, d'examiner des coupes transversales de l'animal. Sur ces coupes on voit que chez *Scyllium*, à la partie postérieure (fig. 4, Pl. II), les corps suprarénaux sont complètement enfouis dans la substance du rein dont ils ne sont séparés çà et là que par des espaces vides répondant à des veines ou à des lacunes veineuses. Ces connexions sont les mêmes pour tous les corps du groupe postérieur.

Lorsqu'on avance vers la partie antérieure de la cavité abdominale et que l'on arrive au point où les corps suprarénaux, simplement tangents au bord interne du rein, sont visibles sans dissection préalable, ils présentent sur les coupes les rapports indiqués par la fig. 3, Pl. II. Sur cette figure on voit que les corps sont placés dans une masse de tissu conjonctif comprise entre l'aorte et l'extrémité interne du rein, derrière les veines cardinales avec la paroi postérieure desquelles ils peuvent être en contact. Dans le tissu conjonctif qui les entoure on trouve autour d'eux des lacunes veineuses plus ou moins analogues à celles que nous avons décrites au niveau du rein.

Enfin, plus en avant encore, et en particulier au niveau du renflement des sinus de Monro (fig. 2, Pl. II), les corps font une saillie plus ou moins prononcée dans la cavité de ce sinus, à la paroi dorsale desquels ils ne sont parfois reliés que par un pédicule extrêmement mince disposé en forme de méso *(Scyllium catulus* et *Sc. canicula, Mustelus lævis* et *M. vulgaris, Galeus canis).* D'autres fois tout en faisant saillie dans la cavité de la veine, les corps sont largement rattachés à sa paroi postérieure et il n'y a pas de

méso *(Hexanchus griseus, Squatina angelus, Zygæna malleus, Centrina vulpecula).* Quels que soient les détails de cette disposition, on voit que les corps antérieurs sont situés, en totalité ou partiellement, dans la cavité des sinus et baignent ainsi plus ou moins complètement dans le sang de ces veines. Cette description s'applique surtout au corps axillaire. Des suprarénaux en nombre variable suivant les différentes espèces présentent d'une façon plus ou moins marquée les mêmes rapports. Cette situation particulière a été décrite pour la première fois par Béraud [49]; Pettit [96, p. 82] a fait ressortir son importance.

Dans le tissu conjonctif qui entoure les corps suprarénaux, on trouve le plus souvent, sur le bord dorsal de la masse suprarénale, des amas lymphoïdes assez développés pour mériter le nom d'organes lymphoïdes. Il en existe un très net en arrière du corps axillaire de l'*Hexanchus griseus*. Ces organes répondent-ils aux corps phagocytaires qu'a décrits et figurés Schneider [97, fig. 1 et 2, p. 395], mais qui ont été découverts longtemps avant lui par Fritz Meier [75, p. 44]? C'est fort probable, mais je ne saurais l'affirmer d'une manière absolument certaine, étant donné que des amas lymphoïdes se trouvent en assez grande abondance dans la paroi dorsale de l'abdomen et notamment dans la portion dorsale des reins, où ils sont juxtaposés avec les organes suprarénaux que l'on y trouve.

Les rapports différents que présentent les organes suprarénaux suivant les diverses zones de la cavité abdominale, permettent de considérer parmi eux des groupes particuliers qui sont : 1° un groupe antérieur, *sensu strictiori*, comprenant les corps qui font plus ou moins saillie dans la cavité des sinus de Monro ; 2° un groupe moyen pour les corps situés en dedans du bord interne du rein, et qui n'ont que des rapports de contiguïté avec les veines cardinales ; 3° un groupe postérieur formé par les corps enfoncés dans la substance propre du rein (Grynfeltt) [02*a*, p. 145].

Le groupe antérieur comprend toujours le corps axillaire et un nombre, plus ou moins grand suivant les espèces, de corps placés immédiatement en arrière de lui. Le groupe moyen varie beaucoup, il peut même être formé d'un nombre inégal de corps dans la moitié droite et dans la moitié gauche d'un individu, lorsque le bord interne d'un rein s'avance plus que l'autre vers la ligne médiane et recouvre de ce côté un nombre plus considérable de corps. Aussi

pourrait-on se demander si la création d'un groupe moyen est véritablement bien justifiée. Il faut répondre affirmativement, et cette subdivision mérite d'être maintenue, malgré la variabilité de ses limites, parce qu'elle répond à une disposition tout à fait particulière du système veineux dans cette région, comme on va le voir.

Il existe, en effet, dans la partie dorsale de la cavité abdominale, un système veineux important, relié aux corps suprarénaux et qui n'est qu'une partie du système porte rénal. Voici quelles sont les dispositions des veines dans cette région. On sait que la veine porte rénale naît de la bifurcation de la veine caudale en avant. Chacune des branches de bifurcation (veine de Jacobson) se porte sur le côté dorsal et externe du rein qu'elle suit sur toute sa longueur, et se prolonge en avant dans la même direction alors que la substance du rein a disparu. Chemin faisant, elle reçoit au niveau de chaque segment une veine intercostale. Comme l'a déjà montré S. Jourdain [59, p. 327], la veine de Jacobson n'est pas régulière, mais se rétrécit çà et là et peut même s'interrompre à certains endroits. Ailleurs elle est remplacée par un réseau à larges mailles longitudinales irrégulières. Dans la partie postérieure du rein, cette veine est le plus souvent au contact des corps suprarénaux qu'elle enveloppe, en partie au moins, sur leur face dorsale (fig. 4, Pl. II). Puis elle émet du côté ventral une série de capillaires irréguliers qui entourent le corps suprarénal, formant les petites lacunes veineuses que nous avons signalées plus haut, autour de ces derniers. Ces lacunes se continuent dans les capillaires du rein qui débouchent finalement dans la veine rénale impaire (veine interrénale de Chevrel [89, p. 13]). On verra à propos de l'histologie des corps suprarénaux que leurs vaisseaux capillaires se jettent dans le lacis veineux qui les enveloppe. Dans le groupe moyen, la veine porte rénale envoie au niveau de chaque corps suprarénal un lacis de veines larges, aplaties, communiquant fréquemment entre elles et qui lui forment une enveloppe plus ou moins complète (fig. 5, Pl. III.) De cette enveloppe partent des vaisseaux de deux ordres : les uns se jettent directement dans la veine cardinale (ils n'ont pas été représentés dans le dessin), les autres forment des branches veineuses *(v.t.)* dirigées transversalement, au nombre de deux en moyenne pour chaque corps. Ces veines passant dans le tissu conjonctif de la portion dorsale du corps viennent se jeter dans un vaisseau longitudinal placé sur le côté de l'aorte, qu'il suit sur une

très grande longueur. Ce vaisseau d'un calibre assez irrégulier, pouvant atteindre par places le tiers de celui de l'aorte, est pair. Il existe sur la plus grande longueur de la cavité abdominale, et se montre tantôt unique, tantôt formé de deux vaisseaux qui s'écartent pour se réunir de nouveau, comme on le voit dans la fig. 5 de la Pl. III. On peut l'appeler à cause de ses connexions la *veine juxta-aortique*. Cette veine n'a pas été mentionnée jusqu'ici par les différents auteurs. Peut-être faut-il cependant regarder comme la représentant, les vaisseaux placés sur les côtés de l'aorte et que P. Mayer [88, p. 320] a décrits sous le nom de vasa vasorum. Comme les tuniques aortiques sont peu épaisses, même chez les animaux adultes, et que les vaisseaux figurés par Mayer ont toujours un calibre assez fort, il semble bien plus naturel de considérer ces derniers comme répondant à nos veines juxta-aortiques, que comme des vasa vasorum, dont l'utilité n'est pas manifeste, étant donnée la faible épaisseur des parois vasculaires, et dont le développement serait en tout cas hors de proportion avec celui du vaisseau qu'ils auraient à nourrir (1).

Les veines juxta-aortiques reçoivent ainsi une partie du sang veineux amené par la veine porte rénale et suprarénale. Mais ce ne sont pas là leurs seules voies d'apport, car elles communiquent

(1) Des vaisseaux correspondant aux veines juxta-aortiques ont été signalés chez quelques Téléostéens. Raffaele [90, p. 326] a décrit dans les phases post-embryonnaires du développement d'*Atherina* deux veines qui courent parallèlement à l'aorte, le long de la queue et dans la cavité abdominale. Sans se prononcer sur la valeur morphologique de ces vaisseaux, Raffaele se contente d'indiquer leur présence, et il les compare aux vaisseaux longitudinaux décrits par P. Mayer chez les Sélaciens comme vasa vasorum aortiques. Ces veines répondent évidemment à nos veines juxta-aortiques et leur présence constatée chez les Téléostéens par Raffaele permet d'accorder à ces vaisseaux une certaine importance en montrant qu'ils sont assez répandus dans la classe des poissons. Lorsque j'ai fait la description ci-dessus des veines juxta-aortiques, le travail de Raffaele m'était inconnu, son titre ne faisant prévoir aucun fait se rapportant à mes recherches. J'ai été heureux d'y trouver une confirmation de ma manière de voir sur la nature de ces vaisseaux, c'est-à-dire de l'opinion que je soutiens, qu'il s'agit là de veines et non pas de vasa vasorum.

Pendant l'impression de ce travail des données nouvelles ont paru qui ajoutent une certaine importance aux veines juxta-aortiques, en montrant qu'elles sont encore peut-être plus répandues qu'on ne pourrait le supposer d'après la note ci-dessus. En effet, M. Vialleton [02b, p. 448] pense que les vaso-lymphes sous-vertébraux de Jourdain leur correspondent exactement. Comme ces vaisseaux ont été décrits chez *Gadus morrhua*, chez le Congre et chez l'Anguille, on voit que la présence des veines juxta-aortiques est assez généralisée chez les Poissons.

aussi avec un réseau veineux irrégulier, assez développé, placé dans le tissu conjonctif de la paroi abdominale postérieure et qui présente des caractères remarquables au point de vue de l'anatomie générale. En effet, les vaisseaux qui constituent ce réseau offrent à un haut degré le caractère lacunaire que l'on a signalé depuis bien longtemps dans les veines des Elasmobranches. Ils n'ont d'autre paroi propre que leur endothélium et leur forme irrégulière, noueuse, rappelle celle des capillaires lymphatiques. M. Vialleton [02 *a*, p. 249] qui a mis en relief cette disposition, suggère l'hypothèse que ces vaisseaux remplissent à la fois la fonction de veines et de lymphatiques et servent de voies émissaires pour les leucocytes nés dans les nombreux amas lymphoïdes de la paroi abdominale postérieure. Quoi qu'il en soit, les veines juxta-aortiques forment un petit système veineux particulier qui aboutit finalement dans les sinus de Monro, après avoir échangé, au voisinage de leur abouchement dans ces derniers, de nombreuses anastomoses avec les veines très développées de l'œsophage.

Les corps du groupe antérieur, plongés dans la cavité du sinus (fig. 2, Pl. II), manquent de capsule veineuse périphérique décrite ci-dessus autour des corps du groupe moyen, et leurs vaisseaux s'ouvrent directement dans la cavité du sinus. Mais les veines juxta-aortiques et les veinules des parois dorsales qu'elles reçoivent existent encore à leur niveau, et lorsque les corps de cette région ne font qu'une saillie modérée dans le sinus et sont rattachés à sa paroi dorsale par une large bande, on trouve dans l'épaisseur de celle-ci les mêmes réseaux veineux qui existent pour tous les autres corps.

Cette disposition, sur laquelle j'ai déjà attiré l'attention dans une note antérieure (Grynfeltt [02 *a*, p. 145]), mérite d'être examinée de plus près. On voit que les corps suprarénaux sont en somme entourés par des veines qui tirent directement leur origine de la veine porte rénale, ou bien du prolongement de cette dernière en avant du rein. Est-ce à dire pour cela que ces corps soient placés sur le trajet de la circulation porte rénale ? Evidemment non. Les veines de ce système ne pénètrent pas dans leur intérieur et ne leur apportent aucune goutte de sang. Eux-mêmes sont irrigués par une artère propre leur fournissant des capillaires qui se déversent dans les veines du système porte rénal, de sorte que le sang qui a baigné les corps suprarénaux est finalement ramené dans la circulation

générale, soit directement par les veines cardinales, soit indirectement par ces dernières en passant par le petit système des veines juxta-aortiques. Il n'y a donc pas de circulation porte suprarénale réelle. JOURDAIN [59, p. 327] a cependant admis son existence chez les Elasmobranches, mais il a fait à ce sujet une confusion qu'il importe d'éclaircir. D'après sa description et ses figures, on peut voir que ce qu'il appelle « corps surrénal » répond vraisemblablement à l'interrénal seul et par conséquent que ces corps n'ont rien à faire avec ceux qne nous étudions maintenant. En effet, les organes représentés par JOURDAIN chez la Raie [fig. 1 et 2, Pl. VI] sont situées à la face dorsale des reins, à la partie postérieure de ces derniers. Ils présentent bien l'aspect, les dimensions et les rapports de l'interrénal, et comme JOURDAIN ne figure ni le corps axillaire ni les suivants, il est clair qu'il a considéré comme représentant la capsule surrénale, l'interrénal seul. On verra à propos de ce dernier que l'étude du système vasculaire fait rejeter également l'existence d'une circulation porte à son niveau. Par conséquent, l'hypothèse formulée par JOURDAIN, de la présence d'un système porte surrénal, n'est justifiée pour aucun des deux éléments (suprarénaux et interrénal) qui ont été considérés comme représentant chez les Elasmobranches, les capsules surrénales des autres Vertébrés.

APPENDICE BIBLIOGRAPHIQUE

Les données anatomiques que nous venons d'exposer ci-dessus n'étaient pas toutes acquises par les travaux antérieurs. Un certain nombre des connexions mises en lumière plus haut étaient connues, mais les auteurs ne s'étaient guère préoccupés d'approfondir les questions que ces connexions soulevaient et notamment de déterminer d'une manière précise le nombre des corps suprarénaux et de s'assurer de leur métamérie. Nous ne remonterons pas pour l'historique jusqu'aux premiers mémoires dans lesquels on peut trouver une mention des corps suprarénaux. CHEVREL [89] a fait ce travail avec beaucoup de soin et il a montré la part qui revient aux divers auteurs dans leur découverte. Il a eu le mérite de mettre de l'ordre dans cette question d'autant plus embrouillée que l'interrénal et le suprarénal des Elasmobranches ayant été regardés l'un et l'autre tantôt isolement, tantôt réunis, comme représentant la capsule

surrénale des Vertébrés supérieurs, il en résulte qu'il est fort difficile de se rendre compte à la lecture de certains auteurs duquel de ces organes ils veulent parler. Il suffira donc de résumer ici brièvement les données de CHEVREL pour la période préhistologique, c'est-à-dire celle qui s'étend depuis la découverte des corps suprarénaux (DUVERNOY) jusqu'au premier mémoire de LEYDIG [51].

On sait que DUVERNOY, en préparant les matériaux pour les Leçons d'Anatomie comparée de Cuvier, découvrit (1809) sur l'artère axillaire de *Chimæra monstrosa* une masse ovoïde entourant ce vaisseau sur une certaine étendue et formant comme un épaississement de sa paroi. Il considéra ce renflement comme un organe pulsatile et lui donna le nom de *cœur accessoire* [37, p. 37] : c'est en réalité le corps axillaire.

D'autres auteurs remarquèrent ce que l'on a appelé depuis le corps axillaire chez les Squales, mais comme il n'a pas la même situation que chez *Chimæra*, ils ne le rapprochèrent pas de l'organe décrit par DUVERNOY, et lui donnèrent une autre signification. GILTAY [35], REMAK [37], STANNIUS [49], BÉRAUD [49], SWAN [35] et STANNIUS [54] considérèrent ces corps axillaires comme un ganglion sympathique.

LEYDIG [51, 52,] découvrit la nature de ces corps, c'est-à-dire les distingua à la fois du système vasculaire et du système sympathique. Il montra pour la première fois qu'il existait une série de corps comparables à ce dernier en arrière du prétendu cœur axillaire [52, p. 15] et fit voir en même temps leurs connexions avec les vaisseaux et les ganglions nerveux. Il indiqua que ces corps étaient placés sur des vaisseaux sanguins émanés de l'aorte et il fit remarquer que chez certains Squales, comme *Scyllium canicula* le « cœur axillaire » n'est pas situé immédiatement sur l'artère de ce nom, mais seulement à côté d'elle. D'autre part, il fit ressortir les rapports étroits de ces organes avec les ganglions sympathiques, qui ont pris plus tard une si grande importance à la suite des découvertes de BALFOUR. Toutefois LEYDIG ne s'est pas préoccupé de compter exactement le nombre des corps suprarénaux dans les espèces qu'il a étudiées (*Torpedo Narke, Raja batis, Scyllium canicula, Scymnus lichia, Mustelus vulgaris, Squatina angelus*). Mais LEYDIG doit bien être considéré comme le véritable auteur de la découverte des corps suprarénaux en arrière du cœur axillaire, puisqu'il a su distinguer ces corps et reconnaître leur individualité anatomique et histologique. Pourtant il est fort possible que d'autres les aient vus avant lui. Ainsi

que le fait observer CHEVREL [89, p. 5-9], il est probable que REMAK, BÉRAUD, STANNIUS les ont aperçus, mais ils les ont confondus avec des ganglions nerveux, comme ils l'avaient fait pour le cœur axillaire.

SEMPER [75] a insisté sur la disposition segmentaire des corps suprarénaux. L'irrégularité de leur arrangement dans la zone antérieure de la cavité abdominale ne lui a cependant pas échappé, mais il la rapporte soit à l'absence pure et simple de quelques-uns d'entre eux, soit à des fusions plus ou moins étendues entre des corps consécutifs (p. 228). Il n'a pas étudié d'une manière approfondie la distribution des corps dans la région postérieure de l'abdomen. Il admet en effet que ces organes, arrivés au niveau des lobes postérieurs des reins, se transforment en un corps blanc jaunâtre situé entre ceux-ci, contre la « veine caudale impaire » (p. 228) et qui n'est autre chose que l'interrénal. SEMPER, en le faisant se continuer avec les corps suprarénaux, commet une erreur peut-être inspirée par les idées antérieures de LEYDIG, qui dans son mémoire de 1853 rattache à un même organe (la capsule surrénale) ces deux sortes de corps. Cette prétendue continuité n'existe pas, et l'erreur commise par SEMPER est d'autant plus difficile à expliquer que cet auteur a employé pour rechercher les corps suprarénaux la réaction du bichromate de potasse qui permet de les distinguer si nettement. Ce procédé aurait dû lui faire voir que, là même où existe l'interrénal, on trouve sur ses côtés des corps suprarénaux parfaitement nets, indépendants les uns des autres et du corps interrénal lui-même. Inutile de dire après ces détails que SEMPER n'a pas relevé le nombre exact des corps suprarénaux dans les espèces qu'il a examinées. Il a représenté assez fidèlement leurs rapports avec les vaisseaux sanguins chez *Scyllium canicula*.

BALFOUR [78], dans sa célèbre « *Monographie sur le développement des Elasmobranches* », ne s'est pas occupé du nombre des corps suprarénaux ni de leurs connexions avec les vaisseaux. Mais c'est là (p. 245), qu'il a signalé pour la première fois la relation embryologique qui existe entre les corps suprarénaux et les ébauches des ganglions sympathiques. Cette donnée a une trop grande importance pour ne pas être mentionnée ici, bien qu'elle ne se rapporte directement au sujet de ce chapitre.

CHEVREL [89], dans de magnifiques figures, représente avec beaucoup d'exactitude les rapports vasculaires et nerveux d'un

certain nombre de corps suprarénaux chez *Scyllium*. Il indique (p. 23) que ceux-ci sont traversés par une artère issue directement de l'aorte, et que les plus antérieurs font saillie dans la cavité du sinus de Monro, dans le sang duquel ils sont baignés, ainsi que l'avait fait déjà remarquer Béraud [49]. Il décrit exactement le méso surbaissé qui rattache chez *Scyllium* le corps axillaire à la paroi postérieure du sinus, et montre que ce corps est placé sur une branche anastomotique étendue entre l'axillaire et la première intercostale. Toutefois, chez les Raies, il a méconnu les relations identiques qui existent entre les corps suprarénaux et les vaisseaux ; et trompé par l'absence de quelques artères intercostales, il a pu croire que les corps situés au niveau où ces artères manquaient ne présentaient pas les rapports habituels (p. 57). On a vu plus haut qu'il n'en était rien.

Au point de vue des rapports avec le système nerveux, il résulte des recherches de Chevrel [89, p. 36] que l'union des corps suprarénaux avec le sympathique n'est peut-être pas aussi étroite que l'avaient pensé Leydig [52, p. 16] et Balfour [78, p. 241]. Il a trouvé des corps suprarénaux dépourvus de ganglions ; il a rencontré aussi des ganglions qui n'étaient pas accompagnés de substance suprarénale [fig. 1, Pl. I].

Quant au nombre des corps suprarénaux, Chevrel [89, p. 54 et 57] a été moins heureux, et il n'a pas pu en fournir un compte exact. Cela tient sans doute au procédé qu'il a employé pour leur recherche et qui consistait dans une imprégnation rapide de la cavité abdominale par une solution d'acide osmique à 1 pour 100, qui a la propriété de teindre énergiquement en noir les nerfs et les corps suprarénaux. On sait que l'acide osmique est peu pénétrant. Aussi n'atteignit-il pas les corps suprarénaux de la région postérieure enfouis dans l'épaisseur du rein et la plupart de ceux-ci ont échappé à l'auteur qui en signale seulement de 14 à 20 paires chez les Squales, alors qu'il y en a bien davantage, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par le tableau dressé plus haut. Pour les Raies, où les corps postérieurs sont moins profondément enfouis dans la substance rénale, ce procédé a permis à Chevrel d'arriver à une approximation plus exacte du nombre des corps suprarénaux, cependant quelques-uns de ceux-ci lui ont encore échappé, ce sont les plus petits, à peine visibles à l'œil nu.

Les recherches de Pettit [96, p. 82] confirment les résultats de

CHEVREL et donnent des points de repaire précis pour la dissection de ces organes. Cet auteur a eu le mérite d'insister notamment sur l'importance des rapports des corps suprarénaux avec les gros vaisseaux artériels et veineux de la cavité abdominale. Parmi les Squales il a étudié *Scyllium canicula* et *Scyllium Stellare*. Chez *Torpedo Narke* et *T. nobiliana*, contrairement à l'opinion de CHEVREL, il fait remarquer avec raison que les corps postérieurs à l'axillaire sont aussi situés sur le trajet d'une artère intercostale. Il ne compte que 18 à 20 paires de corps chez les Squales et 4 à 5 paires chez les Raies.

SWALE VINCENT [97[b], p. 52] n'ajoute pas grand'chose aux notions anatomiques antérieurement acquises. Il représente les rapports des corps suprarénaux avec les vaisseaux, et, pour ce qui concerne leurs relations avec les ganglions du sympathique, il se range à l'opinion de CHEVREL en donnant à l'intimité des connexions qu'on avait voulu antérieurement établir entre ces deux ordres de corps, une importance moindre qu'on ne l'avait fait depuis BALFOUR. Il s'exprime fort catégoriquement à ce sujet. « On ne peut pas dire, écrit-il page 53, qu'ils constituent une partie intégrante du système nerveux sympathique, quelles que soient du reste leurs relations génétiques avec lui. » Il déclare qu'on a donné trop d'importance aux relations qui existent entre les corps suprarénaux et le sympathique et que « leurs rapports avec le système vasculaire sont probablement beaucoup plus importants » (97 [a], p. 41 et 97[b], p. 68). On a vu plus haut que mes recherches faites par la méthode des injections m'ont conduit à des résultats très nets dans ce sens, et qui confirment cette prévision. SWALE VINCENT tout en parlant de la métamérie des corps suprarénaux, n'a pas cherché à préciser leur nombre et ne s'est pas rendu compte de leur présence absolument constante jusqu'à l'extrémité postérieure de la cavité abdominale. Ainsi chez *Scyllium canicula* « il n'a pu, dit-il, [97[b], p. 53], les découvrir bien loin en arrière de l'extrémité antérieure de l'interrénal » alors qu'il en existe certainement plusieurs paires dans cette région. Je dois ajouter que dans un autre mémoire SWALE VINCENT [97[c], p. 64] signare la préssnce des corps suprarénaux sur toute la longueur de la cavité abdominale. Mais il s'agit là d'une simple phrase ne comportant nullement l'idée d'un dénombrement exact des corps. On peut donc penser que l'auteur s'est peu préoccupé de cette question et qu'il n'a pas tenu à y apporter une précision bien grande.

Kohn [99] a surtout étudié l'histologie de ces organes. Il n'a pas porté son attention sur les questions anatomiques soulevées dans le présent chapitre, et ne donne aucun détail nouveau sur le nombre exact et sur la métamérie des corps qui nous occupent.

CHAPITRE II.

HISTOLOGIE DES CORPS SUPRARÉNAUX.

Technique. — Pour l'étude de corps dont la structure est aussi délicate que celle des organes suprarénaux, il importe avant tout de s'adresser à un matériel absolument frais et en parfait état de conservation au moment où il est mis dans les réactifs. J'ai pu réaliser ce desideratum dans l'immense majorité des cas, soit en utilisant des animaux vivants qui m'étaient fournis par la Station maritime de Cette, soit en allant moi-même à l'arrivée des bateaux recueillir le matériel aussitôt que possible. Les animaux que j'ai pu obtenir ainsi pouvaient être considérés comme encore vivants, et je n'ai utilisé pour l'étude histologique que ceux dont le cœur battait encore. De plus, pour les genres *Scyllium*, *Squatina*, *Centrina*, *Torpedo*, *Raja* les organes ont toujours été recueillis sur des animaux vivants qui furent tués à cet effet.

Il importe aussi d'employer des fixateurs énergiques. Il n'en manque pas à l'heure actuelle, mais chacun d'eux répond plus spécialement à certaines indications et on ne saurait sans inconvénients s'en tenir à un seul. Il faut constamment employer un grand nombre de ces réactifs et examiner comparativement les pièces ainsi fixées. Parmi les différents fixateurs, le *liquide de Zenker* (bichromate de potasse 2 gr. 5 ; bichlorure de mercure 5 gr. ; sulfate de soude 1 gr.; acide acétique glacial 5 gr. ; eau 100 gr.) donne de bons résultats. Il est assez pénétrant, il fixe bien et il conserve dans une certaine mesure la réaction chromaffine, caractéristique des corps suprarénaux. Aussi ai-je toujours fixé par ce procédé quelques-uns des corps dans chaque individu examiné. Les corps détachés et plongés en entier dans le liquide (ils sont assez petits pour n'avoir pas besoin d'être sectionnés) y séjournaient de 12 à 15 heures. Après un lavage soigneux à l'eau courante, ils étaient débarrassés de l'excès de sublimé par des lavages à l'alcool iodé, inclus dans la paraffine après imbibition par le chloroforme, débités en coupes minces sériées, et colorés de diverses façons.

Le *liquide de Flemming* (acide chromique, sol. aqueuse à 10 %, 15 ; acide osmique à 1 %, 80 ; acide acétique glacial 10 ; eau

distillée 95) donne aussi d'excellentes fixations. Il pénètre toutefois moins énergiquement que le liquide de Zenker. Mais malgré cela, son emploi est très recommandable et je n'ai eu qu'à m'en louer. Les pièces fixées par un séjour de 24 heures au moins, étaient lavées longuement à l'eau courante, puis déshydratées et incluses immédiatement dans la paraffine. D'une manière générale d'ailleurs, au cours de ces recherches, je n'ai guère conservé le matériel histologique longtemps après sa fixation. Celle-ci achevée, les pièces ont toujours été immédiatement incluses et débitées en coupes, ce qui est certainement préférable à une conservation même soignée.

Le *liquide de Bouin* ou formol picrique (aldéhyde formique 10, solution aqueuse saturée d'acide picrique 30, acide acétique glacial 2) a été employé aussi avec succès. Les pièces fixées pendant un séjour de 6 heures environ dans ce liquide, étaient lavées à l'alcool à 70° très fréquemment renouvelé, puis à 90°, et incluses dans la paraffine après imbibition au chloroforme.

Le *liquide de Tellyesniczky* (solution aqueuse de bichromate de potasse à 3 %, 100 vol. ; acide acétique glacial, 5 vol.), qui favorise certaines différenciations nucléaires par les réactifs colorants, a été employé aussi dans nombre de cas.

Les éléments des corps suprarénaux ayant été envisagés comme des cellules de glandes vasculaires sanguines, j'ai essayé de rechercher à l'aide des méthodes cytologiques actuelles la présence possible dans le cytoplasme de grains de sécrétion, et je me suis adressé pour cela au *liquide J. de Laguesse*, créé par cet auteur en vue de la recherche de ces grains, dans les cellules des glandes séreuses. Ce liquide (acide osmique à 2 % 4 cent. cubes, acide chromique à 1 % 8 cent. cubes, acide acétique glacial I goutte) doit agir pendant 24 heures. Les pièces fixées sont ensuite soigneusement lavées, déshydratées et incluses immédiatement. La fixation est très bonne et à certains points de vue, plus parfaite que par le liquide de Flemming.

Après la fixation par ces différents réactifs j'ai employé diverses méthodes de coloration. En première ligne il faut citer l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, qui, soit seule, soit complétée par une coloration de fond à l'éosine, est particulièrement recommandable et a été pratiquée dans tous les cas. L'hématéine suivie de la coloration par l'éosine peut être utilisée après le liquide de Zenker.

Pour les préparations fixées par le liquide de Flemming, je me suis servi à côté de l'hématoxyline ferrique, de la triple coloration de Flemming à la safranine, violet de gentiane et orange, de la coloration de Benda à la safranine et au vert lumière. J'ai aussi employé la coloration à la safranine et au picro-indigo carmin, le bleu polychrome de Unna, le rouge Magenta suivi du picro-indigo carmin, du vert lumière ou de l'acide picrique. Enfin, bien qu'il s'agisse là d'une technique plus spécialement dévolue à la recherche de terminaisons nerveuses, qui seront traitées à part, il faut signaler comme un adjuvant précieux pour l'interprétation de la structure de ces corps, l'étude des préparations faites par la *méthode de Golgi-Cajal*. En effet, lors même que les terminaisons nerveuses ne sont pas toujours mises en évidence d'une manière parfaite, les éléments cellulaires, bien fixés et présentant la réaction chromaffine, se voient parfaitement et on peut ainsi acquérir des notions claires sur la structure de ces organes, structure assez compliquée pour que l'emploi de toutes ces méthodes diverses ne soit pas de trop pour permettre de la comprendre.

Comme il sera beaucoup question dans ce chapitre des vaisseaux sanguins, il est bon de rappeler ici les différents modes d'injections vasculaires (nitrate d'argent, bleu de Prusse) qui ont été indiqués précédemment. A la suite de ces injections, l'étude était faite soit sur des organes laissés en place avec leurs connexions et examinés en entier, soit sur des coupes en série après inclusion au collodion.

STRUCTURE.

Bien qu'elle ne soit pas facile à définir en peu de mots, la structure des corps suprarénaux est cependant assez spéciale pour ne plus pouvoir être oubliée lorsqu'on l'a vue une fois et pour permettre à un œil exercé de toujours reconnaître un de ces corps.

Ces organes, de petites dimensions, souvent accolés à un ganglion nerveux avec lequel ils font plus ou moins corps, se présentent sur les coupes avec des contours un peu différents suivant qu'ils font partie des groupes antérieur ou moyen, ou du groupe postérieur.

Les corps antérieurs ou moyens sont, en effet, limités par une enveloppe connective et possèdent un contour régulier et continu,

bien que présentant des festons peu marqués, indices d'une ébauche de lobulation (Pl. II, fig. 2 et 3) ; ceux du groupe postérieur, plongés dans le rein, n'offrent pas de limites aussi nettes et envoient de courts prolongements de leur propre substance entre les tubes urinifères qui sont autour d'eux (Pl. II, fig. 4), de telle sorte qu'il est impossible de leur assigner un contour circulaire ou ovalaire régulier.

L'enveloppe connective des corps suprarénaux est toujours mince. Elle est réduite souvent à un seul plan de fibres formant une lame très délicate tout autour de l'organe. Nombre d'auteurs ont décrit comme partant de cette membrane, à laquelle ils ont trop généreusement donné le nom de capsule fibreuse, des cloisons internes se dirigeant vers le centre de l'organe, et divisant ce dernier en une série de loges. Cette description est évidemment trop fidèlement calquée sur celle des enveloppes fibreuses classiques de l'anatomie humaine. En réalité il n'y a rien de pareil. Une enveloppe conjonctive et c'est tout ; et cette enveloppe n'offre pas de prolongements internes, n'émet aucun septum dans la substance de l'organe. Cela est très facile à voir, notamment sur les préparations colorées par la safranine et le vert lumière, lequel teint très énergiquement le tissu conjonctif, et permet de le suivre dans ses ramifications les plus déliées. Or, lorsqu'on observe la mince ligne verte qui dans ces préparations limite le contour du corps suprarénal, on n'en voit pas partir des traits rayonnant vers l'intérieur. Il y a plus : lorsque la substance propre des corps est nettement lobulée, comme cela s'observe très bien dans le *Trygon pastinaca* (fig. 7, Pl. III) cette lobulation n'est pas due à des lames connectives qui isoleraient des amas de substance propre, mais plutôt à des vaisseaux courant entre ces amas et les séparant les uns des autres.

On pouvait se demander si le développement de cette capsule et de ces septa, faibles chez des individus jeunes, n'était pas au contraire plus marquée à l'état adulte. Il ne paraît pas en être ainsi. Chez des *Scyllium catulus* de grande taille, l'enveloppe connective était aussi mince que chez les plus petits individus de la même espèce. Chez quelques grands Squales, *Carcharias glaucus*, *Zygæna malleus*, *Oxyrhina Spallanzanii*, l'observation ne décèle également qu'une enveloppe connective mince, sans septa internes bien marqués.

Le tissu conjonctif, peu abondant autour de l'organe, est au contraire assez bien représenté en son milieu, au voisinage de l'artère centrale. On sait en effet que chaque corps suprarénal est traversé par une artère d'assez fort calibre tout autour de laquelle sa substance propre est répandue. Des corps assez petits, tels que les corps postérieurs de *Scyllium*, sont traversés par une artère relativement volumineuse, puisque celle-ci n'est autre qu'une intercostale avant ses bifurcations, par suite un assez gros vaisseau. A fortiori, en est-il ainsi lorsque le corps suprarénal est situé autour de l'artère axillaire : dans ces cas l'artère est toujours entourée d'une gaîne de tissu conjonctif dans laquelle prennent place des vaisseaux assez volumineux, comme on le verra plus loin. Mais cette espèce de centre connectif, situé au milieu même de l'organe, lui paraît en quelque sorte étranger, et il n'en part pas de cloisons rayonnantes se dirigeant vers la périphérie pour s'unir à la capsule et diviser la substance propre en compartiments distincts. Tout au plus peut-on voir çà et là, autour d'un capillaire plus volumineux ou d'une veine, quelques fibres connectives, qui, parties de cette gaîne périartérielle, accompagnent sur un certain trajet ce vaisseau dans l'intérieur du corps suprarénal. Mais ces fibres ne constituent jamais des lames importantes et ne contribuent aucunement à la lobulation du corps. Elles restent limitées au voisinage de quelques vaisseaux et ne pénètrent pas entre les cellules chromaffines.

Cette description diffère assez de celle des auteurs. Il pourrait sembler peut-être hors de proportions d'insister autant sur un simple appareil de charpente. Mais j'ai tenu à le faire parce que la présence du tissu conjonctif entre les lobules de l'organe, telle qu'elle est admise par la plupart des auteurs, se rattache à une question fondamentale pour la connaissance de la structure de ces corps, c'est-à-dire la présence d'un stroma fibrillaire que beaucoup ont admis entre les cellules des corps suprarénaux et qui n'est rien moins que démontrée. On verra plus loin à quoi se réduit ce stroma fibrillaire, par quels éléments histologiques il est formé, et on comprendra combien il était utile de distinguer nettement la part que pouvait prendre le tissu conjonctif à la constitution de la charpente de l'organe.

Entre l'enveloppe conjonctive et le centre occupé par l'artère munie de sa gaîne, on trouve la substance propre avec un aspect le plus souvent lobulé, mais avec des différences de structure assez

profondes, suivant l'état des organes au moment où on les a fixés, et qui paraissent cependant avoir été méconnues par les auteurs.

L'une des raisons, qui a certainement le plus contribué à dissimuler aux observateurs ces variations de structure de la substance propre, c'est surtout le mélange plus ou moins intime de cette substance avec celle des ganglions nerveux juxtaposés. Cette juxtaposition des ganglions et des corps suprarénaux s'observe principalement dans les corps les plus antérieurs, c'est-à-dire dans le corps axillaire. Là, en effet, comme il a été dit (page 40), corps et ganglion sont souvent réunis sous une enveloppe commune et forment une masse unique assez bien individualisée. Il semble que la plupart des auteurs ont, de préférence, étudié ce corps suprarénal plus volumineux que les autres. Or, c'est à son niveau que l'on trouve le mélange le plus intime de la substance propre du suprarénal et de celle du ganglion. Sur les coupes du corps axillaire d'*Hexanchus griseus* par exemple, faites après le liquide de Müller, qui, grâce à la réaction chromaffine, permet de distinguer aisément, dans ce complexe à la fois ganglionnaire et suprarénal très embrouillé, les moindres traces de la substance surrénale propre (c'est-à-dire de la substance chromaffine), on voit cette dernière se poursuivre sous la forme de petits îlots anguleux au sein même de la substance des ganglions. Ces petits îlots ainsi perdus au milieu des gros faisceaux nerveux ou entre les cellules ganglionnaires, ne sont aisés à distinguer que lorsqu'ils offrent leur réaction chromaffine bien nette. Si au contraire on les examine après des fixateurs, excellents du reste, tels que le liquide de Flemming, lesquels ne donnent pas cette réaction caractéristique, on peut avoir de la peine à distinguer les deux substances, celle du ganglion et celle du corps suprarénal. Il y a donc de nombreuses difficultés dans l'interprétation des coupes que l'on a sous les yeux, et on peut être arrêté aussi bien par le mélange intime des deux substances, que par les variations de structure de l'une d'entre elles. L'attention doit donc être portée d'une manière particulière sur la recherche et l'identification, à travers les méthodes diverses, des éléments caractéristiques des corps suprarénaux, les éléments chromaffines.

Dans l'interprétation de cette question difficile la connaissance exacte du mode de distribution des vaisseaux pouvait fournir un élément d'appréciation de premier ordre. L'examen des injections

vasculaires, dans lesquelles (voyez p. 18 et suiv.) vaisseaux sont seuls mis en évidence, tandis que le reste des éléments paraît noyé dans la réfringence du baume, permet de reconnaître les corps suprarénaux par le dessin d'ensemble de leurs vaisseaux propres. Et l'on voit ce dernier varier dans sa forme extérieure comme les corps varient eux-mêmes. En effet, les vaisseaux des corps suprarénaux forment une sorte de nodule bien limité, arrondi ou ovoïde, lorsqu'il s'agit de corps sphériques ou ovoïdes ; allongé au contraire, étiré, lorsqu'il s'agit de ces longs cordons de substance suprarénale, comme on en voit dans les Raies (*Trygon pastinaca*, *Myliobatis aquila*, *Raja marginata*, *R. punctata*, *R. clavata*, *R. mosaïca*, *Torpedo marmorata*). Il paraît impossible de ne pas être frappé par la concordance qui existe entre l'arrangement des vaisseaux et la forme extérieure des corps eux-mêmes. Aussi, semble-t-il utile de faire connaître tout d'abord cette distribution vasculaire qui paraît si nettement spécifique, avant de chercher à interpréter la disposition réelle de la substance propre.

VAISSEAUX.

Les vaisseaux des suprarénaux forment par leur ensemble, comme le montre la fig. 14, Pl. V, une sorte de nodule bien limité, ayant la forme générale et les dimensions du corps suprarénal dans lequel il est placé, de telle sorte qu'ils dessinent par leur réunion une sorte d'ovoïde ou de sphère dans les corps globuleux, tandis qu'ils forment un tractus allongé lorsque la substance offre elle-même cette disposition. Ces vaisseaux capillaires tirent leur origine de l'artère qui traverse le corps suprarénal. Des branches nées sur cette artère (*v.s.* fig. 14) partent ces capillaires qui se répandent dans l'épaisseur de l'organe en suivant un trajet extrêmement flexueux à travers divers plans. Tous ces capillaires s'entrelacent les uns avec les autres sans contracter de nombreuses anastomoses, de telle sorte que leur ensemble offre bien plus l'aspect d'un glomérule énorme à boucles très contournées que celui d'un réseau vasculaire à mailles étroites. La richesse de ces capillaires est cependant telle que vus à un faible grossissement (fig. 16, Pl. VI) ils paraissent former un réseau. Mais ce n'est qu'une apparence qui s'évanouit dès que l'on emploie des grossissements assez forts, permettant de suivre les capillaires dans les différents plans. On

peut alors voir que dans bien des cas, où à un faible grossissement, on croyait avoir affaire à une anastomose, il n'y a en réalité qu'une superposition ou un entrecroisement sans contact.

Souvent, un des rameaux vasculaires propre au suprarénal naît sur l'artère qui porte ce dernier, un peu en avant ou un peu en arrière du corps lui-même. Il constitue alors une petite artériole, libre sur une certaine partie de son étendue, et qui se transforme bien vite en capillaire dès qu'elle aborde le corps suprarénal, comme on le voit dans la fig. 14, Pl. V, *rs* (haut de la figure) où cette disposition existe sans être aussi marquée que d'autres fois.

Les corps suprarénaux sont toujours placés, on l'a vu, sur une branche artérielle d'une certaine importance. Chez *Scyllium catulus*, *Sc. canicula*, *Mustelus lævis*, cette artère est en général une intercostale, par conséquent un tronc assez gros. D'autrefois c'est un vaisseau plus grêle. Il en est ainsi chez *Acanthias vulgaris*, même là où existent les grosses intercostales. La fig. 4 du texte montre en effet qu'à ce niveau le suprarénal est situé sur une branche de l'intercostale. Il en est de même dans les types où existent comme chez *Acanthias*, de grosses intercostales ; et alors ces gros troncs artériels émettent toujours une petite branche spéciale pour le corps, ce qui est très net chez *Squatina angelus*. Dans le cas où les corps siègent le long d'anastomoses longitudinales entre des intercostales successives, le tronc anastomotique qui les traverse est plus grêle qu'une intercostale. Au niveau du corps antérieur où il existe toujours, comme on le sait, un gros ganglion nerveux, l'artère est placé exactement à la limite entre les substances nerveuse et suprarénale (Pl. VI, fig. 16, *b*) qui l'entourent chacune par moitié d'une manière plus ou moins égale, suivant les points considérés.

Les vaisseaux capillaires des corps suprarénaux forment un ensemble parfaitement individualisé, limité à l'étendue du corps lui-même, et qui ne communique pas avec les réseaux capillaires des organes voisins. A cause même de sa disposition flexueuse, ce système vasculaire suprarénal se distingue aisément de celui des organes voisins. On vérifie pour lui cette ancienne loi anatomique d'après laquelle le système vasculaire d'un organe quelconque suffit à caractériser cet organe et permet de le reconnaître par sa seule inspection. La fig. 16 de la Pl. VI qui représente à la fois les capillaires du ganglion et ceux du corps suprarénal juxtaposés, montre bien la différence profonde qui existe entre le mode de distribution

et l'abondance de ces vaisseaux dans les deux parties du corps axillaire.

Les vaisseaux capillaires des corps suprarénaux se développent exclusivement dans les limites du corps auquel ils appartiennent, de telle manière qu'on peut tracer le contour de ce dernier, en suivant leur bord externe.

Néanmoins il existe dans certains cas une limitation moins nette de la masse glomérulaire formée par ces vaisseaux, et l'on voit quelques anses capillaires sortir çà et là du contour de la figure dessinée par l'ensemble des vaisseaux, et se porter en irradiant à quelque distance du corps. Ces anses vasculaires isolées peuvent se rencontrer chez des espèces très diverses, mais on les trouve toujours au moins sur quelques corps suprarénaux, sinon sur tous, dans le groupe des Raies. Dans ces cas, si le corps suprarénal est moins nettement limité à sa périphérie que lorsqu'il offre une forme globuleuse, il n'en garde pas moins son individualité complète au point de vue vasculaire, et les petits vaisseaux qui s'éloignent de lui n'entrent pas pour cela en communication avec les capillaires des autres organes, mais restent toujours isolés. Ce sont du reste de véritables capillaires suprarénaux, car ils sont entourés de petites gaînes de substance suprarénale qui les accompagnent et constituent autant de prolongements du corps (Pl. IV, fig. 9). Souvent ces derniers aboutissent à un petit nodule de substance suprarénale qui est ainsi rattachée à la masse principale par un pont très mince. On a ainsi sous les yeux toutes les transitions possibles entre une simple expansion irradiante de substance suprénale autour du corps et l'émiettement de ce dernier en petits îlots à peine visibles à l'œil nu, disposition qui a été signalée déjà au cours de ce travail, à propos de la forme extérieure des corps (voyez p. 39).

La constatation de ces anses vasculaires aberrantes a une réelle importance au point de vue de la compréhension de la valeur de la substance suprarénale. Elle montre en effet que la présence de cette substance est étroitement liée à celle des vaisseaux, et que, là où les cellules chromaffines existent même en nombre extrêmement limité, elles sont toujours placées autour d'un vaisseau capillaire émané du réseau d'un corps suprarénal le plus voisin.

Le réseau capillaire de la substance suprarénale se continue dans des veines dont quelques-unes sont placées dans l'épaisseur même de

l'organe, mais dont la plupart se trouvent à la périphérie et forment les grandes lacunes veineuses dont il a été question plus haut. Là où les corps sont plongés dans la cavité des sinus de Monro, les veines manquent sur la portion de leur surface directement baignée dans le sang. Mais sur toute cette surface, il est facile de voir, sur les coupes, des capillaires de l'organe s'ouvrant directement dans la cavité du sinus (Pl. IV, fig. 8).

Sur les coupes, les vaisseaux du corps suprarénal se présentent avec des aspects très différents suivant l'état des corps. Tantôt, on les trouve béants et par suite bien distincts ; tantôt au contraire ils sont affaissés sur eux-mêmes, de sorte que leurs parois opposées se touchent et que leur lumière est devenue invisible. On les reconnaît toutefois alors à la présence des noyaux de leur endothélium (*a*, Pl., IV fig. 8) qui ont une forme plus allongée que les noyaux des cellules voisines et qui se colorent beaucoup plus fortement que ces derniers. Par le nombre de ces noyaux endothéliaux, par les traînées qu'ils forment à travers la substance suprarénale on peut déjà se rendre compte de la richesse en vaisseaux de l'organe. Mais l'étude préalable des injections n'est pas inutile pour préparer à une interprétation exacte des coupes et pour habituer l'esprit à la recherche de ce qui peut, dans ces coupes, déceler la présence d'un vaisseau.

Au centre des corps, dans le tissu conjonctif qui entoure l'artère, se trouvent les veines qui ont été signalées plus haut. Elles sont parfois si développées qu'elles semblent former comme une gaîne vasculaire continue autour de l'artère. Dans ce cas, comme ces veines sont réduites à leur paroi endothéliale, elles pourraient faire penser à ces gaînes lymphatiques que l'on trouve parfois autour des artères dans l'épaisseur des organes. Bien entendu il ne saurait être question ici de véritables gaînes lymphatiques. Mais on pourrait se demander si cette couche veineuse périartérielle n'est pas placée là comme un isolant entre l'artère et la substance propre. La conception de certains auteurs, qui regardent comme des cellules nerveuses d'une espèce particulière les cellules chromaffines, semble parler en faveur de cette hypothèse, puisque l'on sait que des gaînes périartérielles se trouvent principalement dans les centres nerveux. Mais ici il ne semble pas que telle soit la raison d'être de cette disposition. L'artériole qui traverse le corps suprarénal ne doit avoir que des battements bien légers à en juger par les faibles

oscillations que SCHOENLEIN et WILHELM [94, p. 451] ont rencontré dans l'aorte des Sélaciens. Par conséquent il n'est pas nécessaire qu'il y ait un dispositif spécial pour en atténuer les effets. Il faut donc considérer les veines centrales uniquement comme une partie des voies efférentes, rassemblées autour de l'artère à cause de la présence du tissu conjonctif.

En dehors de l'artère centrale des corps suprarénaux, il n'y a dans l'intérieur de ce dernier aucun vaisseau pourvu de muscles. Les branches qui partent de l'artère centrale, si elles ont une tunique musculaire au niveau de leur origine, ne tardent pas à la perdre, et l'ont perdue effectivement dès qu'elles abordent la la substance suprarénale proprement dite. Tous les vaisseaux compris dans l'épaisseur du corps, quelles que soient du reste leurs dimensions, ont leurs parois réduites à l'endothélium, et cela est vrai aussi pour les grandes veines qui entourent, comme une capsule vasculaire, le corps suprarénal.

SUBSTANCE PROPRE

Par substance propre des corps suprarénaux il faut entendre uniquement les *cellules chromaffines* qui en sont caractéristiques. On peut parfaitement les considérer comme spécifiques pour ces corps, alors même que plus tard on démontrerait qu'elles sont une forme particulière des éléments histologiques du système grand sympathique. En effet, ces cellules sont répandues chez les Sélaciens avec une telle abondance, les masses qu'elles forment sont si remarquables par leur taille, par leurs connexions avec les vaisseaux, et par leur développement, qu'il y a lieu de considérer ces amas comme des organes particuliers consistant essentiellement en cellules chromaffines.

La disposition de ces cellules chromaffines est donc très importante à connaître. Cependant, elle est encore bien incomplètement décrite par les auteurs. Si nous ouvrons le travail histologique le plus récent, et le plus étendu du reste, que nous possédions sur la question, c'est-à-dire celui de KOHN [99], nous verrons que cet auteur représente les cellules chromaffines comme disséminées çà et là, en quelque sorte sans ordre, au milieu de cellules ganglionnaires et d'autres éléments histologiques indéterminés (p. 297). Tel n'est pas l'arrangement de ces cellules ; mais le peu de précision

des données de Kohn montrent combien l'on est peu fixé à ce sujet.

La difficulté tient en grande partie à une raison dont je ne me suis rendu compte qu'assez longtemps après mes premières recherches : à savoir que la forme des cellules chromaffines varie beaucoup suivant certaines circonstances encore indéterminées, mais liées sans doute à leur fonctionnement. Il en résulte que ces cellules peuvent se présenter sous des aspects très divers et que certaines d'entre elles peuvent être méconnues et prises pour tout autre chose que ce qu'elles sont en réalité. Ajoutons aussi qu'au cours des modifications qu'elles subissent, ces cellules deviennent à certains moments extrêmement délicates et facilement vulnérables par les réactifs, de telle sorte qu'il faut employer les plus grandes précautions, les réactifs les plus sûrs et faire des inclusions excessivement soignées, pour avoir dans les préparations des éléments cellulaires bien conservés.

Une autre raison explique les difficultés que l'on éprouve à bien comprendre le mode de groupement de ces cellules. C'est qu'à la suite de la fixation par divers réactifs, les liquides de Flemming, de Bouin, par exemple, la réaction chromaffine n'est pas réalisée et ne s'observe pas dans les coupes. Cela est vrai même pour le liquide de Zenker, car si ce dernier donne une très légère teinte brune aux corps suprarénaux, faible indication de la réaction chromaffine, cette teinte n'est pas assez vigoureuse pour être évidente dans les coupes extrêmement minces destinées à l'étude. Dès lors, on manque d'un élément d'appréciation important pour distinguer les cellules chromaffines d'autres cellules de forme plus ou moins rapprochée de la leur, appartenant aux ganglions sympathiques, et que l'on peut confondre avec elles là où la pénétration réciproque du corps suprarénal et du ganglion amène leurs propres substances à des contacts très intimes et multipliés.

Un bon procédé pour reconnaître les cellules chromaffines et leur distribution, consiste à employer des coupes minces faites à main levée, sans inclusion préalable dans la paraffine, de corps suprarénaux simplement fixés et durcis dans le liquide de Müller. A la suite de cette fixation, les inclusions à la paraffine sont à rejeter ; quelque soin que l'on mette à les faire, elles entraînent toujours des déformations cellulaires, des dislocations fâcheuses.

Mais si l'on coupe sans inclusion les pièces ainsi fixées, on obtient au contraire des figures très fidèles, au moins quant aux contours cellulaires et à la distribution des éléments et qui sont précieuses si on ne leur demande que ce qu'elles peuvent donner, c'est-à-dire une coloration spécifique des cellules et un moyen de diagnostic infaillible de ces dernières. Quant aux détails sur la structure du protoplasme ou du noyau ils sont peu fidèlement conservés par le liquide de Müller. Les corps suprarénaux sont du reste d'assez petite taille pour qu'il soit facile d'y faire des coupes très minces en se servant tout simplement du microtome à main de Ranvier, dans lequel les pièces sont calées à la moelle de sureau, sans pression et sans aucun enrobage préalable. Les coupes reçues dans l'alcool à 70°, sont déshydratées progressivement, puis montées dans le baume sans aucune coloration (la réaction chromaffine teignant suffisamment les cellules) ou bien elles sont colorées à l'hématéine et à l'éosine et montées au baume. La figure 7 de la Pl. III a été faite d'après une semblable préparation.

Sur cette figure, on voit d'abord à la partie inférieure la très mince enveloppe connective du corps suprarénal. Puis on aperçoit les cellules chromaffines groupées d'une manière irrégulière, mais formant néanmoins des amas bien limités, séparés les uns des autres par des intervalles plus ou moins larges. En un mot, la substance propre constitue des lobules auxquels on ne peut assigner aucune forme régulière, soit en cordons, soit en nodules ; mais l'existence d'amas distincts les uns des autres n'est pas niable. Les intervalles qui séparent ces lobules sont le plus souvent occupés par des vaisseaux, et l'on reconnaît ces derniers soit à leur contenu, soit à leur endothélium très aisément visible. Il ne peut être question de lames connectives pour limiter ces lobules, et s'il existe quelques lamelles conjonctives internes en continuité avec la capsule, comme en *a*, la minceur même et le faible développement de ces lamelles montrent bien qu'elles ne peuvent avoir qu'une importance limitée ou même nulle dans la séparation des groupes cellulaires et dans la constitution d'une charpente.

Les lobules de substance chromaffine sont donc séparés les uns des autres par des vaisseaux seulement. C'est justement à ce mode de cloisonnement très imparfait qu'il faut attribuer l'irrégularité de forme des lobules, irrégularité tenant avant tout à ce que la substance propre est en réalité continue avec elle-même par plusieurs

points, alors qu'elle est séparée ailleurs, et seulement sur de faibles étendues, par le passage de vaisseaux sanguins.

La part que prennent les vaisseaux sanguins à la lobulation des corps suprarénaux est encore démontrée par ce fait que les vaisseaux compris dans la coupe ne séparent pas simplement les lobules les uns des autres, mais se rencontrent encore au milieu même de ces lobules. Seulement, et c'est là une distinction fort importante, les vaisseaux que l'on voit ainsi dans l'épaisseur d'un lobule, sont toujours en coupe transversale. Ceci permet de penser que la lobulation apparente du corps suprarénal, telle que nous la présente la figure en question, est bien réellement une lobulation purement vasculaire. Quand la coupe rencontre sur une certaine longueur la lumière d'un vaisseau capillaire, cette lumière forme l'espace qui sépare les cellules en deux lobules juxtaposés. Là au contraire où le vaisseau est coupé transversalement, ce dernier ne partage pas les cellules en lobules distincts; il constitue simplement comme un trou à l'emporte-pièce au sein d'un îlot cellulaire massif.

Par conséquent la substance propre du corps suprarénal est distribuée sous la forme d'une masse cellulaire continue, parcourue par des vaisseaux capillaires, dont la paroi est en contact immédiat avec les cellules de cette substance propre. Sur les coupes les vaisseaux se montrent comme des espaces creux, ou mieux comme des fentes plus ou moins étroites, divisant le bloc des cellules chromaffines en îlots irréguliers communiquant plus ou moins les uns avec les autres. Mais ces fentes ou ces séparations étant limitées à l'étendue même des vaisseaux capillaires, sont beaucoup trop restreintes pour produire une lobulation vraie. Aussi, tels éléments paraissant séparés en deux ilots distincts au niveau d'un capillaire, vu en coupe longitudinale, sont de nouveau confondus au-dessous ou au-dessus de ce capillaire. Par conséquent il ne faut pas croire que la substance propre soit disposée sous la forme de lobules, d'îlots, ou même de cordons communiquant entre eux : c'est en réalité un amas de cellules serrées les unes contre les autres, parcouru par de nombreux vaisseaux qui, sur les coupes minces, paraissent isoler des groupes cellulaires plus ou moins considérables.

Sur la fig. 7 de la Pl. III il est facile de saisir la forme réelle des cellules chromaffines. En effet, la réaction du bichromate teint ces cellules avec une électivité remarquable. Leur noyau reste pâle et incolore, mais leur corps cellulaire, chargé de grains d'une substance

brune a pris une teinte qui permet aisément de le distinguer et de le suivre dans ses moindres prolongements. La réaction cesse du reste de se produire dans la couche superficielle de la cellule, de sorte que les limites de ces dernières sont parfaitement nettes et comme tracées par une ligne incolore.

Il en résulte qu'il est facile de suivre, sur de semblables préparations, les contours cellulaires. Il n'en est pas tout à fait ainsi dans d'autres modes de préparations, ni même dans tous les corps traités par le liquide de Müller. En effet, il se développe souvent au sein des cellules des vacuoles claires, dont on trouve à peine les indications dans la cellule *d*, mais qui se multiplient parfois au point de gêner beaucoup l'observation, en déformant bon nombre de cellules et en les rendant plus ou moins méconnaissables. Mais on trouve fréquemment la disposition représentée dans la fig. 7, Pl. III, qui paraît véritablement typique.

On voit alors que les cellules chromaffines se présentent comme des corps polyédriques irréguliers, parfois de dimensions à peu près égales dans tous les sens, parfois aussi très allongés dans une direction déterminée. Dans ce cas, les cellules chromaffines peuvent présenter des angles aigus plus ou moins saillants, ou même plusieurs pointes, comme on le voit par exemple dans la cellule *c*, et qui s'étendent parfois assez loin du corps cellulaire. Ce sont des cellules avec de semblables prolongements, et cet aspect étoilé, qui ont été comparées par Kohn [99, p. 300] à des cellules nerveuses.

Inutile de dire qu'elles n'ont rien de ces cellules, que leur noyau diffère profondément de celui des éléments nerveux, et que leurs prolongements ne se poursuivent jamais assez loin pour être comparés à de véritables prolongements nerveux dont ils ne possèdent du reste aucunement la structure. Lorsque de semblables prolongements sont vus en coupe, ils forment comme des lames irrégulières intercalées entre les cellules chromaffines voisines. On en trouve un grand nombre çà et là entre les cellules de la fig. 7, Pl. III. Il va sans dire que ces sortes de corps intercalaires, dépourvus de noyaux, et que l'on rencontre au milieu de cellules sensiblement régulières, ne contribuent pas à rendre plus claire, au premier aspect, la constitution du corps suprarénal. En étudiant les coupes on se rend compte, grâce à une série de transitions graduelles, que ces corps intercalaires ont bien l'origine indiquée.

Dès lors, la nature des cellules chromaffines s'éclaircit un peu, et

la place qui leur revient dans les cadres histologiques s'indique d'elle-même. Ces cellules appartiennent sans conteste à la catégorie des épithéliums ; effectivement, ce sont des cellules toutes au contact, sans interposition entre elles d'une quantité de substance fondamentale appréciable, autre que celle qui, sous la forme d'un ciment intercellulaire, peut contribuer à les relier entre elles. Et ces cellules appartiennent d'autant plus à la catégorie des épithéliums qu'il ne pénètre jamais entre elles de lames, aussi minces que l'on voudra, de tissu conjonctif. Les seuls éléments qui s'insinuent entre elles sont des vaisseaux sanguins et des nerfs, se comportant alors comme ils le font dans d'autres organes dont la nature épithéliale n'est pas mise en doute, tels que les glandes vasculaires sanguines et même certains épithéliums vascularisés (épithélium olfactif, etc..).

La forme irrégulière des cellules chromaffines ne peut être invoquée contre leur nature épithéliale, car cette forme n'est jamais d'une irrégularité telle qu'il en résulte au sein du tissu des espaces vides ou des lacunes et que la continuité des éléments cellulaires par toutes leurs faces (caractère fondamental des épithéliums) ne soit pas respectée. En outre, si ces cellules sont irrégulières, cela peut tenir à des causes diverses.

En effet, la forme des cellules est, on l'a dit depuis bien longtemps, en rapport au moins avec deux facteurs principaux : la place qu'elles occupent, leur fonction. Or ici, la place qu'occupent les cellules est forcément très inégale suivant les lieux où elles se rencontrent, suivant qu'elles sont placées dans la concavité formée par une anse capillaire ou bien en un autre point. Le facteur de lieu est donc ici très variable. Mais il n'est pas le seul. Il y a aussi celui qui dépend de la fonction. Il a déjà été signalé que des vacuoles se développent dans certaines cellules (Pl. III, fig. 7 *d*), et cela paraît être un résultat de leur fonctionnement. Or ces vacuoles, souvent volumineuses et gonflées. déforment les cellules voisines. De plus elles peuvent se multiplier de façon à réduire le corps cellulaire à un mince réticulum protoplasmique, qui, une fois les vacuoles vidées de leur contenu, s'affaisse sur lui-même en entraînant une diminution notable du volume de la cellule chromaffine. Les cellules voisines peuvent avoir subi les mêmes modifications ou en être restées indemnes. Dans ce dernier cas leur corps, malléable, se modèle à nouveau pour remplir l'espace laissé libre par la rétraction des cellules voisines et y émet des prolongements lamellaires plus ou

moins développés qui vont s'insinuer dans les interstices laissés libres par ces mouvements de rétraction.

Tous ces processus ne sont pas simplement imaginaires. Il est facile de constater leur existence sur presque tous les corps suprarénaux bien fixés, lorsqu'on a une fois été éclairé sur la disposition des cellules chromaffines.

Dans la fig. 8 de la Pl. IV, qui représente un corps suprarénal de *Scyllium canicula*, fixé par le liquide de Zenker et coloré par l'hématéine et l'éosine, on se rend compte que la masse des cellules se laisse parfaitement interpréter à l'aide des données qui viennent d'être énoncés ci-dessus. Tout d'abord, on voit qu'au sein d'une masse cellulaire dont les contours des éléments apparaissent avec assez de netteté en nombre de points pour qu'on ne puisse douter de sa nature épithéliale, il existe une série de vaisseaux capillaires coupés dans divers sens, les uns ouverts et bordés par des noyaux endothéliaux bien nets, reconnaissables à leur coloration foncée, les autres revenus sur eux-mêmes et fermés, de sorte qu'ils ne se trahissent plus que par les noyaux de l'endothélium, ou quelquefois par des lignes de séparation tracées dans la substance propre, telles que celle marquée en *a* et due à l'accolement des deux lames endothéliales. L'un des capillaires s'ouvre librement à la surface du corps suprarénal dans le sinus.

Les cellules propres du corps se présentent avec différents aspects. D'abord, à la périphérie, on en trouve une rangée continue, régulièrement disposée à la manière d'un épithélium et dont les contours cellulaires sont bien distincts. On remarque cependant que déjà dans quelques-unes de ces cellules (*b*), des vacuoles claires sont développées autour du noyau. En nombre de points, on retrouve les mêmes dispositions épithéliales bien indiquées par les contours nets de chaque cellule et la contiguïté immédiate de ces dernières. Il est à ce point de vue un petit nodule particulier à signaler : c'est celui qui est placé à peu près au centre, au-dessous d'un vaisseau capillaire (fig. 8, Pl. IV, *c*). On voit très bien à son niveau que les cellules épithéliales sont en contact immédiat avec l'endothélium du capillaire, exactement de la même façon que le sont les cellules épithéliales d'une glande vasculaire sanguine. De plus, les diverses cellules de ce nodule présentent déjà des différences notables dans leur protoplasma. Les unes sont plus foncées : leur cytoplasma,

finement granuleux et absolument privé de vacuoles paraît plus sombre : il a pris davantage la matière colorante. Ces cellules sombres, fortement teintées par le réactif correspondent aux cellules richement pourvues de granulations chromaffines, telles qu'on les trouve dans la fig. 7. Mais elles sont mélangées à d'autres cellules plus claires dans le protoplasma desquelles des vacuoles nombreuses se sont développées, faisant disparaître la matière chromaffine d'une manière plus ou moins complète.

On voit donc que, même dans une étendue très réduite et dans un groupe cellulaire très restreint ne comprenant pas plus de huit éléments, les cellules peuvent se trouver à des états très différents. Ceci permet de comprendre la raison de certaines dispositions que l'on peut rencontrer sur d'autres points de la même coupe, par exemple au-dessus et au-dessous du nodule considéré (*c*). Là, en effet, autour de noyaux, semblables il est vrai à ceux des cellules précédemment décrites, on ne trouve plus de limites cellulaires précises, bien qu'il en reste par places des traces assez évidentes ; et ces noyaux semblent plongés au sein d'une substance claire, parcourue de très fines fibrilles constituant parfois des réseaux incomplets et très déliés. En suivant avec attention les zones de transition entre les points pourvus de cellules à contours nets et ceux où toutes les limites cellulaires ont disparu, il est aisé de se rendre compte que la disparition des limites cellulaires s'est effectuée principalement sous l'influence de l'envahissement progressif du protoplasme par les vacuoles claires. Devant ces dernières, la substance chromaffine a disparu ne laissant plus que quelques travées protoplasmiques plus ou moins développées, qui donnent lieu à la fibrillation sus-indiquée. La disparition de la substance chromaffine se traduit par la clarté du fond de la coupe, lequel n'a pas pris les matières colorantes comme les points où cette substance persisle.

Lorsque la vacuolisation se produit dans des cellules fortement allongées, comme il en existe souvent, et en particulier à la périphérie des corps, les travées protoplasmiques restées entre les vacuoles sont dirigées dans le sens de la cellule et lui donnent un aspect fibrillaire quelquefois extrêmement marqué. Il est certain que de semblables modifications ont contribué pour beaucoup à faire admettre par certains auteurs la présence d'une substance fondamentale finement fibrillaire entre les cellules. Mais il est possible en employant de bons réactifs fixateurs, et notamment le liquide de

Zenker, de suivre pas à pas toutes les transitions entre cette substance prétendue fibrillaire et les cellules chromaffines allongées d'ailleurs parfaitement intactes. On peut aussi suivre la marche de la vacuolisation des cellules dans les préparations faites après fixation par le liquide de Bouin. Dans ce cas, le réticulum protoplasmique qui persiste après la vacuolisation se colore facilement, et on peut suivre, grâce à cette coloration, toutes les mailles qu'il forme autour des vacuoles intracellulaires (pour la vacuolisation des cellules, voyez les fig. 19, Pl. VI et 20 Pl., VII).

Du reste la formation de vacuoles et la réduction corrélative du corps cellulaire ne sont pas les seules modifications que ce dernier puisse éprouver au sein des suprarénaux, et dans le cours de leur fonctionnement. Il faut signaler un autre changement de forme bien plus marqué encore et dont la connaissance n'a pas peu contribué à me faire comprendre la structure de cet organe. Je veux parler d'une sorte d'hypertrophie que peut subir le corps cellulaire, qui atteint parfois des proportions énormes (comparez la fig. 8, Pl. IV et la fig. 12, Pl. V).

Déjà, en examinant des préparations à un faible grossissement on aperçoit fréquemment dans l'étendue d'une même coupe des parties où les noyaux sont très rapprochés les uns des autres et qui paraissent plus colorées, puis d'autres parties plus pâles, dans lesquelles les noyaux sont plus écartés les uns des autres. Ces différences d'aspect tiennent d'une part à ce que, dans les parties pâles, le cytoplasme s'étant beaucoup plus développé, les noyaux se sont écartés les uns des autres, et d'autre part à ce que le corps protoplasmique ainsi gonflé se colore beaucoup moins énergiquement et par suite apparaît plus clair.

Lorsqu'on examine ces mêmes points à un fort grossissement, on voit que les cellules y présentent la disposition suivante : elles sont beaucoup plus volumineuses, elles ont pris un aspect polyédrique régulier, et sont disposées entre les vaisseaux sous forme de travées comprenant une seule ou plusieurs rangées de cellules toutes au contact. Leur noyau s'est aussi beaucoup accru; il est devenu sphérique et, son contenu en chromatine n'ayant pas subi d'augmentation proportionnelle, il paraît beaucoup plus clair. Ce noyau, devenu ainsi vésiculeux et clair, n'est pas sans présenter quelque analogie avec celui des cellules nerveuses, et il est parfaitement possible que dans certains cas on ait pris quelques-unes de

ces cellules ainsi modifiées, pour des cellules nerveuses ou pour des formes de transition vers ces cellules, surtout lorsqu'on était préoccupé de rechercher des termes de passage entre les éléments du corps suprarénal et ceux du sympathique. Aussi est-il très important d'examiner avec le plus grand soin, en se servant de préparations bien fixées et à l'aide de bons objectifs à immersion, les points des coupes ainsi modifiées. On peut alors se convaincre que les cellules en question n'ont que leurs dimensions et celle de leur noyau qui les rapprochent un peu des cellules nerveuses. Tous leurs autres caractères les en éloignent. Elles n'ont pas de prolongements comme les cellules nerveuses, elles sont régulièrement polyédriques, et dans la plupart des cas ont leurs bords parfaitement nets et limités. On ne trouve pas à leur surface les noyaux plats qui appartiennent à l'enveloppe des cellules nerveuses ; leur protoplasma n'a pas cette fibrillation concentrique qu'il offre dans les cellules ganglionnaires, mais au contraire il possède un aspect homogène, comme vitreux, très remarquable, et que l'on ne peut méconnaître une fois qu'on l'a vu.

Enfin, il est un caractère de la plus haute valeur qui distingue ces éléments. C'est que là où ils sont au contact avec des capillaires sanguins ils contractent avec ces derniers des rapports d'intimité tels qu'on n'en voit jamais au niveau des cellules nerveuses. Leur protoplasma est immédiatement accolé à l'endothélium vasculaire qui paraît faire corps avec lui, de telle sorte que les cellules hypertrophiées ont avec les vaisseaux capillaires des rapports identiques à ceux que présentent les cellules du foie avec les capillaires de la veine porte, dans l'étendue du lobule hépatique. En d'autres termes, ces cellules ont avec les vaisseaux les rapports habituels des cellules sécrétantes dans les glandes endocrines.

Tous ces caractères sont d'autant plus frappants et le diagnostic différentiel qu'ils permettent de faire avec les cellules nerveuses est d'autant plus facile que l'on peut observer dans une même coupe, à côté des cellules précédentes, des cellules nerveuses indubitables qui sont dans des conditions d'autant meilleures pour permettre d'établir des différences ou des rapprochements avec elles, qu'elles ont été traitées par les mêmes réactifs.

De plus si on ne se borne pas à étudier un même point, mais si on met en série un grand nombre d'observations, comme j'ai pu le faire grâce au nombreux matériel d'animaux vivants dont j'ai disposé,

on trouve des transitions graduelles conduisant par deux voies divergentes de la cellule chromaffine typique bourrée de ses granulations spécifiques à la cellule vacuolisée ou à la cellule hypertrophiée. Dans la cellule vacuolisée, le protoplasma est réduit à des travées fibrillaires, quelquefois revenues sur elles-mêmes, et la cellule tout entière est ratatinée. Dans la cellule hypertrophiée, les granulations ont disparu, le protoplasma a pris un aspect vitreux caractéristique ; le noyau agrandi est devenu vésiculeux et clair.

Cette dernière forme peut parfois être très largement développée et s'étendre sur la presque totalité d'un corps suprarénal, ainsi que j'ai pu le voir chez un *Scyllium canicula*. Mais cet état est rare et le plus souvent on ne le trouve réalisé que dans une faible étendue des coupes, tandis que les parties voisines sont les unes à l'état vacuolaire, les autres à l'état moyen.

J'ai essayé de rechercher si cette transformation était en rapport avec une suractivité sécrétoire et si on pouvait la faire apparaître à coup sûr, en excitant par des substances appropriées les fonctions sécrétoires des individus en expérience. J'ai donc injecté à des animaux (*Scyllium canicula*, *Torpedo marmorata*) tenus en aquarium, des doses variées de solutions de pilocarpine, poussées soit dans les masses musculaires soit même dans le péritoine. J'ai sacrifié ces animaux à des temps variables après l'injection. Les résultats n'ont pas répondu à mon attente ; après ces injections je n'ai pas trouvé plus de cellules hypertrophiées qu'auparavant, et notamment que sur des animaux qui venaient d'être pêchés.

Il paraît donc que les cellules du corps suprarénal ne sont pas modifiées par les injections de pilocarpine. Cela prouve tout simplement qu'elles ne sont pas dans les conditions ordinaires de la plupart des cellules sécrétantes, mais cela ne prouve pas qu'elles ne sécrètent rien et que les modifications de forme, de grandeur et de colorabilité que je leur ai décrites dans le cours de ce travail, ne soient pas en rapport avec leur fonctionnement habituel. Quel est ce fonctionnement et dans quelles conditions les modifications que nous avons décrites se produisent-elles ? C'est ce qu'il m'est impossible de dire pour le moment, bien que j'ai essayé de le déterminer comme je l'ai dit plus haut par l'expérimentation, et, comme on va le voir par des observations directes. En effet, sachant que certains auteurs ont constaté des modifications dans la structure des capsules surrénales pendant la gestation, chez les Mammifères (Alezais [89] ; Guieysse

[01]), mais tout en me gardant de l'idée préconçue que les corps suprarénaux répondaient au tout ou à une partie de la capsule surrénale de ces derniers, j'ai essayé de chercher si ces modifications structurales correspondaient à un état physiologique particulier. Chaque fois que je recevais un individu dont je fixais les corps suprarénaux, je notais en même temps son état de gestation si c'était une femelle vivipare, ou même s'il était en spermatogénèse lorsqu'il s'agissait d'un mâle. De sorte que je savais toujours en examinant une coupe, si l'individu dont elle provenait, était en état d'activité sexuelle ou non. Je n'ai pu observer rien de concluant à ce sujet, pas plus du reste qu'en me servant de certaines variations de chromaticité des noyaux que je me suis efforcé de rechercher, suivant les indications des auteurs récents qui se sont occupés de ces variations et de leur rôle dans la fonction sécrétoire.

La nature épithéliale des cellules chromaffines étant nettement établie par tout ce qui vient d'être dit, il convient de préciser les rapports de ces cellules vis-à-vis des vaisseaux sanguins. Ces rapports diffèrent un peu de ceux que présentent les éléments de certaines glandes vasculaires sanguines, comme par exemple la capsule surrénale des Mammifères, en ce que les cellules suprarénales ne sont pas aussi nettement ordonnées que les précédentes par rapport aux vaisseaux sanguins. Au lieu de former des travées régulières dont les éléments, présentant tous à peu près la même forme, sont rangés dans un ordre très remarquable le long des parois vasculaires, les cellules suprarénales sont enchevêtrées les unes dans les autres d'une manière très diverse et sont en rapport avec les vaisseaux tantôt par leur face la plus petite, tantôt au contraire par leur face la plus étendue. De là l'aspect irrégulier que présente l'épithélium suprarénal, de là aussi ce défaut d'individualisation de cet épithélium en travées ou en cordons bien nets.

Cette disposition des éléments cellulaires par rapport aux vaisseaux qu'ils entourent peut être suivie avec beaucoup de fruit sur les petites irradiations de substance suprarénale que l'on trouve autour des corps chez certains animaux. Ces irradiations sont formées par un capillaire sanguin autour duquel se groupent un certain nombre de cellules chromaffines pour lui former comme un manchon. La fig. 9, Pl. IV représente, chez *Myliobatis aquila*, une de ces irradiations comprenant deux petits cordons de substance chromaffine qui partant d'un point commun se dirigent parallèlement l'un à

l'autre, en échangeant une petite anastomose transversale. Dans l'un d'eux, les cellules chromaffines s'arrêtent bientôt et l'on voit se prolonger en dehors de lui le capillaire sanguin qui en forme l'axe.

Il arrive souvent que le long de ces petites irradiations des corps suprarénaux, les cellules chromaffines manquent par places sur une certaine étendue pour reparaître de nouveau plus loin. Ces irradiations sont presque toujours formées de deux bandes parallèles, comme celles de la fig. 9, qui, à une certaine distance du corps d'où elles sont émanées, s'anastomosent l'une avec l'autre en formant une anse, disposition qui s'explique par la manière d'être des vaisseaux capillaires. Ceux-ci, ainsi que je l'ai dit plus haut, sont des boucles vasculaires appartenant au corps suprarénal.

Les cellules chromaffines de ces sortes d'irradiations suprarénales forment comme un manchon autour du capillaire qu'elles suivent. Pour envelopper ce dernier elles s'étalent quelquefois et deviennent d'une extrême minceur. Sous cette forme, elles rappellent bien plus certains éléments granuleux disposés à la surface des vaisseaux, que des cellules épithéliales régulières, épaisses, rangées autour d'un capillaire d'une glande endocrine. Elles ressemblent parfois par l'irrégularité de leur forme aux cellules plasmastiques, qui constituent dans certains cas comme des gaînes autour des vaisseaux sanguins.

L'étude de ces portions aberrantes des corps suprarénaux permet de mieux comprendre la structure de ces corps eux-mêmes. Elle montre que les cellules sont primitivement disposées autour des vaisseaux sanguins auxquels elles forment des gaînes, tantôt minces, tantôt plus épaisses, et qu'il suffit pour avoir la disposition du corps suprarénal entier de rapprocher ces manchons périvasculaires jusqu'au contact. On s'explique comment s'est produite cette masse compacte de cellules chromaffines traversée dans tous les sens par des capillaires ayant un parcours très flexueux. L'irrégularité dans la disposition des cellules, que l'on constate déjà dans les cordons suprarénaux les plus simples, rend aisément compte de celle que l'on observe dans le corps entier résultant de la juxtaposition et de la fusion de ces cordons.

On ne saurait terminer la description de la substance propre des corps suprarénaux sans dire quelques mots d'une disposition particulière qu'elle peut présenter, et qui a attiré à diverses reprises l'attention des auteurs. Je veux parler de la présence à la péri-

phérie de certains corps d'une couche paraissant distincte, la couche corticale de Balfour [78, p. 240]. Cet auteur appelait ainsi une couche de cellules cylindriques hautes, ordonnées perpendiculairement à la surface, qui existe très souvent à la périphérie des corps et qui se distingue, par l'arrangement régulier de ses cellules, des parties plus profondes de l'organe où un semblable arrangement ne se montre plus. Balfour opposait ces parties internes des corps à la précédente sous le nom de substance médullaire.

Cette distinction ne saurait être maintenue, car elle pourrait faire admettre entre les deux parties de l'organe une différence qui n'existe pas. Il n'est pas rare d'observer la couche corticale de Balfour surtout dans les corps antérieurs baignant dans les sinus de Monro, chez lesquels elle existe en particulier sur la face convexe libre du corps, et non sur sa base d'insertion. Cette couche est constituée par une série de cellules cylindriques hautes, assez régulièrement rangées, que l'on pourrait désigner, uniquement à cause de leur aspect extérieur, sous le nom de *cellules en palissade*, On en voit une indication, peu accentuée il est vrai, dans la fig. 8, Pl. IV. Mais ces cellules ne diffèrent en rien de celles qui sont plus profondément situées : ce sont des cellules chromaffines comme les autres et leur forme spéciale paraît due uniquement à leur situation topographique, c'est-à-dire à ce fait qu'elles occupent une région du corps suprarénal limitée par une surface régulière (surface libre du corps baignant dans le sinus), et que par suite leur forme s'est régularisée à ce niveau, comme cela se produit dans tous les épithéliums vers la limite des surfaces simples.

Du reste, cette zone palissadique n'est pas partout absolument régulière, et cela s'explique, parce que la surface libre des corps suprarénaux n'est pas elle-même régulière dans toute son étendue : nous avons vu qu'elle est légèrement mamelonnée, bosselée, et interrompue par places par l'ouverture des vaisseaux sanguins qui se déversent dans le sinus. Il en résulte que la couche palissadique est quelque peu irrégulière et qu'elle peut même ne pas apparaître sur les coupes, lorsque celles-ci ne passent pas exactement par l'axe de ses cellules. Dès qu'une coupe est un peu oblique par rapport à ce dernier, l'arrangement régulier des cellules disparaît pour faire place à un groupement cellulaire beaucoup plus confus et indistinct.

Quelques auteurs ont pensé que la couche palissadique pourrait être le résultat de l'action des réactifs : tel Chevrel [89, p. 26].

Cette opinion n'est pas entièrement justifiée. Il est clair que cette zone étant située à la périphérie est influencée par les réactifs un peu différemment des couches profondes : mais cela ne suffit pas à la faire apparaître. Elle existe réellement comme le montrent les coupes faites après les fixations les mieux réussies, mais elle ne constitue pas une partie distincte dans le corps suprarénal : elle tient uniquement à des conditions topographiques.

CYTOLOGIE.

Les cellules chromaffines ont déjà été partiellement décrites dans tout ce qui vient d'être dit. Mais il me semble utile de les considérer maintenant à part, en accordant une plus grande importance à l'examen de leur contenu, de leur protoplasma et de leur noyau. Jusqu'ici ces cellules ont été étudiées surtout au point de vue de leurs connexions soit entre elles, soit avec les vaisseaux. Ce paragraphe sera consacré à leur examen détaillé en les envisageant à part et en s'efforçant d'établir les détails de leur structure propre.

La réaction chromaffine indique la présence dans ces cellules d'une substance spéciale qui se colore énergiquement sous l'influence des sels de chrôme. On a déjà vu que dans les cellules fixées à l'aide de ces sels, les parties colorées sont représentées par de petites granulations arrondies qui donnent à l'ensemble de la cellule sa teinte foncée. Ces granulations, que l'on pourrait appeler *granulations* ou *grains chromaffines*, paraissent donc être un produit absolument caractéristique de la cellule. Je me suis efforcé de rechercher leurs conditions de solubilité ou de fixation dans certains réactifs et leur manière de se comporter vis-à-vis des matières colorantes.

Ces grains sont très fins, uniformes et uniformément répandus dans la cellule lorsque celle-ci ne présente pas de vacuoles. Ils existent à l'état frais. Pour les examiner dans ces conditions j'ai dilacéré des corps suprarénaux, pris sur l'animal vivant, dans une goutte de la sérosité péritonéale du même animal ou dans l'eau salée physiologique. Cette dissociation est très pénible et ne donne pas lieu à la séparation de cordons ou de travées indiquant une disposition figurée de la substance propre, mais au contraire à des lambeaux irréguliers, déchiquetés, provenant bien plutôt d'une dislocation

mécanique, que du déroulement ou de la séparation de groupes cellulaires préexistants. Sur les plus minces de ces lambeaux, on peut distinguer les cellules suprarénales à la présence d'un grand nombre de grains fins, peu réfringents, qui les bourrent et les font ressortir très nettement. En effet les cellules chromaffines ont un aspect finement granuleux qui permet de les distinguer des cellules nerveuses à protoplasma pâle et à corps beaucoup plus volumineux.

Pour observer plus aisément ces cellules, comme les dilacérations ne donnaient que des lambeaux trop fragmentés, j'ai fait des coupes à main-levée sur des corps durcis par la congélation (chlorure d'éthyle). Les coupes faites avec le rasoir sec étaient reçues dans la sérosité péritonéale et examinées dans cette dernière avec un objectif à immersion homogène 1/18e. Sur ces coupes minces on reconnaît de même la présence des grains à l'intérieur des cellules suprarénales. Ces grains sont très fins, pâles, beaucoup moins réfringents que la graisse, ils peuvent être mis en liberté, et on les voit flotter dans le liquide additionnel. Ils existent donc bien réellement dans la cellule vivante et ne sont pas un produit des réactifs.

Si sur une coupe ainsi obtenue on fait arriver sous la lamelle quelques gouttes de bichromate de potasse à 5 pour 100, on voit la réaction se produire sous les yeux et les cellules chromaffines devenir brunes.

Les grains chromaffines sont conservés par divers réactifs fixateurs, notamment par le liquide de Flemming, le liquide J. de Laguesse, le liquide de Zenker. Mais ces différents liquides ne leur donnent pas la teinte brune caractéristique de la réaction chromaffine. Le liquide de Zenker seul produit une légère teinte jaunâtre voisine de celle donnée par le bichromate, mais beaucoup moins marquée.

L'acide osmique colore très énergiquement et très rapidement les corps suprarénaux en noir. C'est sur cette réaction qu'est basé le procédé employé par Chevrel [89, p. 3] pour les mettre en évidence. Cette coloration est très rapide et très intense. Elle se fait beaucoup plus vite qu'au niveau de l'interrénal, qui renferme cependant d'une manière indubitable de grosses gouttelettes de graisse. En effet, si on prend à la fois un suprarénal tel que l'axillaire, et le corps interrénal d'un même animal, puis, si on les plonge tous deux dans l'acide osmique (solution à 1 pour 100), on voit que le suprarénal

devient immédiatement noir, tandis que l'interrénal ne se colore que beaucoup plus lentement et d'une façon beaucoup moins intense, sauf après un séjour assez long dans le réactif, à la suite duquel sa teinte devient aussi absolument noire.

Il importe de rechercher sur quoi se fixe l'acide osmique. Si l'on fait des coupes dans un suprarénal qui vient de séjourner pendant une heure environ dans la solution d'acide osmique à 1 pour 100 et si l'on dilacère ces coupes, puis si on les examine dans l'eau, on voit que les grains chromaffines ont pris une teinte noire intense. Dans les points où la coupe est un peu épaisse et où la dissociation n'est pas bien réussie, le corps des cellules chromaffines paraît entièrement noir. Mais on trouve toujours un certain nombre de ces cellules mieux isolées, dans lesquelles on peut voir que les grains chromaffines seuls sont colorés en noir dans les cellules. Ces dernières ressemblent tout à fait par leur aspect aux cellules chromaffines dissociées après l'action du liquide de Müller et dont les grains sont colorés en brun. Ici la coloration des grains est noire, mais à part cela, la distribution de ces grains dans la cellule, leur grosseur, leur manière d'être vis-à-vis les uns des autres sont absolument identiques dans les deux cas. Uniformes, serrés les uns contre les autres les grains remplissent toujours étroitement la cellule et manquent seulement dans une mince lame de cytoplasme qui forme la limite du corps cellulaire et qui constitue comme une sorte de petite écorce autour de l'élément.

Les préparations ainsi faites peuvent se conserver en remplaçant l'eau par de la glycérine que l'on fait arriver lentement sous la lamelle. La structure n'est alors que plus visible.

L'acide osmique colore donc en noir les granulations chromaffines. Ces dernières ne sont pourtant pas des granulations graisseuses. Elles n'en présentent pas la réfringence pendant la vie, et de plus elles en diffèrent aussi par quelques caractères. Ainsi elles ne se colorent pas par le liquide de Flemming, ni par celui de Laguesse, même dans les couches les plus superficielles des corps suprarénaux que l'acide osmique de ces mélanges doit forcément atteindre. De plus elles ne se dissolvent pas dans les réactifs (essences) qui sont employés dans le cours des manipulations et qui amènent d'habitude la disparition des graisses.

Ainsi certains mélanges osmiés ne colorent pas les corps suprarénaux en noir. Tels sont le liquide de Flemming et le liquide J. de

Laguesse. Par contre, ainsi qu'on le verra plus loin ils noircissent énergiquement le contenu graisseux des cellules de l'interrénal.

Les granulations chromaffines sont fixées et conservées par la plupart des liquides que nous avons employés, par le liquide J. de Laguesse, par le liquide de Flemming, le liquide de Zenker, l'acide osmique, le mélange de Telleysniczky et la liqueur de Müller. Après tous ces réactifs on les retrouve dans les cellules, là du moins où la vacuolisation ne les avait pas fait préalablement disparaître.

L'alcool absolu dissout la substance chromaffine ; aussi après son action, les corps suprarénaux sont-ils rattatinés, et toutes leurs cellules, plus ou moins vidées d'une partie de leur contenu, sont-elles revenues sur elles-mêmes, chiffonnées et plissées. C'est pourquoi sur les coupes la prétendue substance fibrillaire se montre largement répandue si on fixe par l'alcool. Nous avons vu en effet que cette prétendue fibrillation est le fait des travées protoplasmiques persistant entre les vacuoles ou des parois cellulaires plissées.

Les granulations chromaffines, lorsqu'elles sont conservées dans les préparations, après l'action des réactifs que nous avons indiqués, ont une affinité très marquée pour certaines matières colorantes. Parmi celles-ci il faut citer la safranine, le rouge Magenta, le violet de gentiane et l'hématoxyline au fer. Ces colorants teignent très énergiquement les granulations chromaffines, tandis que d'autres couleurs comme l'hématéine et l'éosine ne les colorent pas du tout. Dans les préparations fixées au liquide de Zenker et colorées par l'hématéine et l'éosine les granulations conservent une teinte gris jaunâtre peu marquée qui est celle qu'elles doivent au fixateur, et elles ne prennent ni le violet de l'hématéine, ni le rouge de l'éosine, qui colore au contraire très fortement les limites cellulaires.

Dans l'étendue d'une même préparation, les granulations des diverses cellules ne prennent pas toujours la coloration avec la même intensité, et il n'est pas rare de voir un certain nombre de cellules avec des granulations beaucoup plus fortement colorées que leurs voisines, parmi les quelles certaines ne renferment même que des granulations incolores ou simplement pourvues de la teinte qu'elles doivent au fixateur (liquide de Zenker).

En dehors de ces variations, on peut donner comme fixe la règle ci-dessus, à savoir que les granulations chromaffines présentent surtout de l'affinité pour la safranine, pour l'hématoxyline au fer, pour le rouge Magenta et le violet de gentiane. La safranine leur

donne une coloration très intense qui permet souvent de retrouver une cellule suprarénale isolée dans le tissu nerveux du ganglion voisin. Cela se voit bien surtout au niveau du corps axillaire, où les deux substances suprarénale et nerveuse sont plus étroitement enchevêtrées que partout ailleurs ; et l'emploi de safranine est à cause de cela très recommandable pour la recherche de petits îlots de substance suprarénale dans la moitié nerveuse du corps.

Lorsqu'on fait agir le violet de gentiane après la safranine, il chasse cette dernière et il se substitue à elle sur les grains.

L'hématoxyline au fer teint les grains en noir uniforme, tantôt plus, tantôt moins foncé, allant d'un noir violacé semblable à celui de la chromatine des noyaux jusqu'à une teinte bistre, suivant les cas, et peut-être aussi suivant le degré de différenciation que l'on a recherché.

Comme je l'ai déjà dit, en étudiant la forme générale des cellules, ces dernières ne sont pas toutes uniformément remplies de granulations chromaffines et l'on en trouve toujours quelques-unes qui renferment une ou deux grandes vacuoles claires, quelquefois aussi grandes que le noyau, quelquefois même plus grandes que lui. Lorsque ces vacuoles sont très développées, elles forment comme des bulles qui gonflent par places la cellule. Si cet état vacuolaire se produit dans plusieurs cellules voisines, l'ensemble de ces dernières prend un aspect tout particulier : le cytoplasme se trouvant réduit par le développement des vacuoles à l'état de lames minces, le tout prend l'aspect d'une sorte de matière claire, cloisonnée par des éléments déliés ou par des lames de protoplasma remplies de substance chromaffine. Lorsque cet état est réalisé, il est évident qu'on a de la peine à reconnaître le caractère épithélial primitif de la formation dans laquelle il s'est développé. Mais l'examen de nombreuses coupes, et la rencontre d'une foule d'états intermédiaires, permettent de saisir les modifications graduelles qui ont conduit à la disposition vacuolaire irrégulière qui vient d'être décrite.

La formation de ces vacuoles ne paraît pas être le fait des réactifs, puisqu'on l'observe toujours à des endroits différents et avec une intensité très variable, dans des suprarénaux pris et fixés dans des conditions identiques. S'il s'agissait d'une action des réactifs, on la verrait se produire toujours aux mêmes endroits, au centre des corps par exemple, si elle était due à une pénétration

insuffisante du réactif, ou à son changement de composition lorsqu'il atteint cette région, après avoir traversé la périphérie. Mais au contraire, cette vacuolisation est de siège très irrégulier, d'importance très variable suivant les cas ; on peut en suivre tous les degrés et la voir apparaître notamment dans les pièces où l'action des réactifs peut et doit s'exercer avec une régularité absolue, je veux parler de ces petites irradiations de substance suprarénale que l'on trouve autour des corps chez les Raies. Là, les cellules chromaffines forment le plus souvent une couche unique autour du vaisseau capillaire, et pourtant, parmi ces cellules toutes touchées simultanément par le réactif, certaines sont plus ou moins vacuolaires tandis que les autres sont compactes et absolument bourrées de grains chromaffines.

La vacuolisation des cellules et la disparition d'une partie de la substance chromaffine, à laquelle elle succède, indiquent donc une variation régulière et physiologique dans la quantité de cette substance. Peut-être les variations que nous avons signalées p. 80 dans la colorabilité de ces cellules tiennent-elles à un changement de leur composition chimique précédant leur disparition.

Il aurait été très intéressant d'établir le cycle du fonctionnement de ces cellules, et de déterminer comment, après avoir vu disparaître une certaine partie de leur substance chromaffine, elles peuvent en refaire une nouvelle quantité, et redevenir, de cellules vacuolisées qu'elles étaient, des cellules bourrées de grains chromaffines. Malheureusement cela ne m'a pas été possible. Il ne s'agit pas ici en effet d'éléments dont le fonctionnement soit déjà connu et maintenu dans des règles bien déterminées, comme c'est le cas par exemple pour diverses glandes vraies, telles que les glandes salivaires ou les glandes de la muqueuse digestive. Là, les éléments sécrétants ont un fonctionnement cyclique, les mêmes phénomènes de repos et d'action se produisent tour à tour et l'on peut provoquer les uns ou les autres. Il est relativement facile, par suite, d'établir des points de départ précis pour étudier les changements intimes qui se sont succédés dans le cours du fonctionnement. On sait lorsqu'on peut avoir affaire à une cellule épuisée ou bien au contraire à une cellule au repos. Dans l'organe que j'étudie ici il n'y a rien de semblable. Et je n'ai pas pu dans les tentatives que j'ai faites pour provoquer des changements dans la constitution de ses cellules, obtenir des résultats positifs. Force m'est donc de décrire simplement la

structure des parties, en donnant le plus de détails possibles sur la constitution et sur les réactions histologiques de ces éléments, encore peu connus.

Le cytoplasme des cellules chromaffines est assez réduit en quantité, à cause même de l'abondance des grains. On a vu cependant qu'il forme à la périphérie de ces cellules une mince couche qui lui sert en quelque sorte d'enveloppe et qui constitue comme une petite membrane mince. Cette couche se teint fortement par l'éosine, ou par l'orange G, ou encore par le vert lumière. Dans les cellules vacuolisées, le protoplasme compris entre les vacuoles est disposé sous forme de lames très minces, irrégulières, souvent déchiquetées (fig. 19, Pl. VI). Ces cellules privées d'une partie de leur contenu reviennent sur elles-mêmes et dans nombre de cas elles paraissent contenir des fibrilles colorées qui les traversent dans le sens de leur longueur. Ces fibrilles ne sont autre chose que la coupe optique de certaines travées protoplasmiques, ou bien, que des plis de la membrane d'enveloppe. Ce dernier fait est facile à vérifier lorsqu'on voit cette membrane de face ou un peu obliquement. Alors, en effet, on s'aperçoit que ces prétendues fibrilles sont réunies les unes aux autres par une lame de substance légèrement colorée de la même teinte qu'elles, et qui n'est autre chose que la membrane cellulaire dont il a été question plus haut.

Je n'ai jamais vu dans le protoplasme de ces cellules les formations périnucléaires plus ou moins filamenteuses qui ont été décrites par M. et P. Bouin [99] et par Garnier [99] sous le nom d'ergastoplasme.

Le noyau des cellules chromaffines se montre sous deux aspects principaux.

Tantôt ce sont de petits noyaux sphériques, renfermant un assez grand nombre de granulations chromatiques fines, disposées sur un réseau de linine assez serré, et répandues principalement à la surface, en dedans de la membrane nucléaire, contre laquelle elles s'étalent quelquefois sous forme de petits corps irréguliers ou de disques plus ou moins déformés (nucléoles). Quelquefois ces nucléoles prennent un développement considérable et offrent des formes extrêmement bizarres. Ainsi ils constituent souvent comme une ceinture accolée à la face interne de la membrane nucléaire et qui entoure plus ou moins complètement le noyau. Cette sorte d'anneau ne reste pas toujours simple et émet des lobes ou des prolongements qui lui donnent un aspect très singulier. D'autrefois ces plaques

chromatiques forment simplement comme le chaton d'une bague (Pl. VII, fig. 23 et 24), ou bien, en se fragmentant d'une manière irrégulière, ils donnent lieu à des nucléoles multiples et de formes trop variables pour comporter une description générale (fig. 25 et 26).

Tantôt ce sont des noyaux plus volumineux sphériques ou ovoïdes, à surface à peu près régulière et à coloration moins vive que celle des petits noyaux qui viennent d'être décrits. Ce dernier caractère tient à ce que la quantité de chromatine de ces noyaux ne paraît pas beaucoup plus considérable que celle qui existait dans les petits noyaux. Par suite les grains chromatiques sont plus éloignés les uns des autres, et l'ensemble paraît plus clair. Dans ces noyaux on trouve souvent un nucléole, appliqué en général à la face interne de la membrane nucléaire.

Tous ces noyaux se colorent avec la safranine qui les teint toujours avec beaucoup d'énergie. L'hématéine au contraire paraît avoir beaucoup moins d'affinité pour eux, et il y a des cas où elle est même incapable de les colorer d'une manière suffisante. Mais si sur ces noyaux restés à peu près incolores sous l'action de l'hématéine, on fait agir de la safranine, on voit que cette dernière substance les colore énergiquement. Dans ce cas du reste, toute la substance colorable du noyau n'est pas teinte uniformément par la safranine, et à côté de corpuscules safranophiles on en trouve quelques-uns qui sont colorés en violet par l'hématéine. Dans certains cas, les variations de chromaticité s'observent à peu près simultanément sur toutes les cellules d'un corps suprarénal à la fois. Ces variations dans la chromaticité, qui sont extrêmement diverses suivant les cas ne peuvent pas être étudiées plus longuement ici parce que je n'ai pu les mettre en relation d'une manière certaine avec telle ou telle constitution de la cellule. Mais je reviendrai sur elles à propos de l'interrénal, pour lequel j'ai observé des variations analogues dans la chromaticité des noyaux.

Les noyaux du suprarénal ne présentent pas en général des formes irrégulières, c'est-à-dire que leur surface n'est ni lobée, ni incisée, comme cela se voit dans d'autres cas. La plupart des cellules ne m'ont paru présenter qu'un seul noyau.

Pour terminer l'histoire des cellules chromaffines, je ferai remarquer que, par la présence des fines granulations qu'elles renferment, ces cellules se rapprochent un peu des cellules que Laguesse

[1900, p. 177] a décrites dans les îlots endocrines du pancréas de la Vipère et de la Couleuvre et qu'il a signalées aussi chez les autres Vertébrés. Il faut bien se garder de comparer trait pour trait les granulations chromaffines aux granulations des cellules endocrines du pancréas. Mais dans les deux cas on a des cellules à granulations fines conservées par certains réactifs et qui prennent la safranine ; de sorte que l'aspect, à un faible grossissement, d'un îlot de chromaffines bien fixé, rappelle assez bien celui d'un îlot endocrine.

RELATIONS HISTOLOGIQUES DES CORPS SUPRARÉNAUX AVEC LE SYSTÈME NERVEUX GRAND SYMPHATIQUE

Il y a lieu d'examiner maintenant quelles sont les relations histologiques existant entre les corps suprarénaux et les éléments du système nerveux grand sympathique. Kohn [99, p. 300 et 301] considère les cellules chromfafines comme une forme particulière d'éléments sympathiques, ainsi que l'indique le nom par lequel il les désigne (*chromaffine Sympathicuszellen*). Il pense que ces cellules représentent dans le système sympathique des Sélaciens, certaines formations signalées depuis longtemps dans le grand sympathique des autres Vertébrés et décrites par Sigmund Mayer [72, p. 124] sous le nom de nids cellulaires (*Zellennester*).

Ces nids cellulaires consistent en de petits amas de cellules réunies sous une capsule conjonctive commune, appendus à des artères ou aux nerfs sympathiques, dans le voisinage des ganglions. Leur structure fine est encore assez mal connue et on les a rapprochés de certains éléments de la substance médullaire des capsules surrénales des Vertébrés supérieurs. Fusari notamment [91, p. 17] ayant trouvé dans la moelle de la capsule surrénale du Lapin des cellules entourées d'un très fin réticulum nerveux, comparable à celui que Smirnow [90, p. 416] a décrit dans les nids cellulaires du sympathique des Amphibiens, a considéré ces cellules médullaires comme représentant des cellules du sympathique et en particulier celles des nids cellulaires. Je n'entrerai pas dans l'étude approfondie des comparaisons histologiques entre tous ces ordres d'éléments, cellules chromaffines, nids cellulaires, cellules ganglionnaires et substance médullaire de la capsule surrénale chez tous les Vertébrés, ce serait un travail considérable. Je m'en tiendrai simplement à l'examen des corps suprarénaux des Sélaciens et je chercherai si dans ces

corps il existe des éléments comparables aux nids cellulaires et si ces derniers offrent des transitions entre les deux autres sortes de cellules, chromaffines et ganglionnaires.

Il existe certainement dans le suprarénal des nids cellulaires formés d'un petit nombre d'éléments groupés en nodules, et distincts à la fois des cellules chromaffines et des cellules nerveuses.

Sur des préparations destinées à la recherche des terminaisons nerveuses, j'ai trouvé de petits nodules cellulaires placés au voisinage des corps suprarénaux, soit le long des nerfs, soit le long des vaisseaux qui y aboutissent. Ces petits nids cellulaires reçoivent 1 ou 2 filets nerveux très grêles qui se divisent dans leur intérieur et se ramifient sur les cellules arrondies ou ovoïdes qui les composent. Ces cellules se distinguent aisément de celles du suprarénal par l'absence de granulations chromaffines dans leur protoplasma, du reste peu abondant, et par leur noyau bien développé. Ces petits nids ressemblent beaucoup à ceux qui ont été décrits par Smirnow [90, p. 416]. Sur les coupes, on voit aussi des groupements de cellules d'aspect un peu particulier, intermédiaire entre celui des cellules nerveuses et des cellules chromaffines. Par les caractères de leur noyau volumineux, arrondi, pauvre en chromatine, aussi bien que par les caractères de leur cytoplasma, ces cellules se rapprochent des cellules nerveuses dont elles diffèrent profondément par leurs dimensions infiniment plus petites. Ces éléments ont été bien vus par Diamare [02, p. 423] qui discute longuement leur constitution et leurs rapports avec les éléments du sympathique, et qui finalement les considère comme attestant simplement « la parenté, l'origine commune entre le suprarénal et le ganglion. »

Ces éléments se retrouvent du reste sur des dissociations faites sur le frais. On voit en effet dans ces préparations, en dehors des cellules suprarénales très reconnaissables à leurs fines granulations, à leur noyau petit et pâle, et des cellules ganglionnaires, que leur taille seule suffit à distinguer, de petits éléments du volume des cellules chromaffines, de forme ovoïde, et quelquefois avec des faces planes, comme engendrées par pression, mais qui diffèrent profondément des cellules chromaffines par les caractères de leur protoplasma et de leur noyau. Le protoplasma, peu abondant, forme comme une sorte d'écorce autour du noyau sphérique, volumineux qui occupe le centre. Ce protoplasma est homogène, assez réfringent et se distingue bien par là de celui des cellules chromaffines. Sur certaines

de ces cellules, j'ai vu manifestement un prolongement cylindrique, régulier, assez long et rappelant tout à fait un prolongement de cellule nerveuse. Ces observations, faites sur le frais chez *Torpedo marmorata* à l'aide d'un objectif à immersion homogène 1/18e, sur des pièces dissociées dans le liquide péritonéal de l'animal, montrent donc que ces petites cellules se rapprochent des cellules nerveuses vraies, et d'après la connaissance que l'on possède actuellement de la structure des corps suprarénaux, il paraît indubitable que ces petites cellules répondent à celles des nids dont nous venons de parler.

En dehors de ces groupes de cellules intermédiaires ou nids cellulaires indubitables, il y a des cas où l'on pourrait prendre pour ces nids de véritables cellules suprarénales disposées d'une manière un peu particulière. Imaginons en effet un groupe de ces cellules, de forme longitudinale et étroite comme celles de la zone palissadique, dépourvues de plus, soit par un défaut de fixation, soit pour une raison fonctionnelle, de leurs grains chromaffines : si ces cellules sont coupées perpendiculairement à leur grand axe, leurs noyaux étant très rapprochés les uns des autres et leur protoplasma n'étant pas suffisamment caractérisé à cause de l'absence de grains chromaffines, on pourra prendre ce groupe de cellules pour un nid cellulaire ou encore pour des cellules de transition entre les nids cellulaires vrais et les cellules du suprarénal. Il est clair que ces formes de transitions sont purement artificielles et doivent être soigneusement distinguées des nids cellulaires vrais. Pour résumer, on peut dire qu'il existe dans les suprarénaux trois sortes d'éléments cellulaires que l'on peut regarder comme autonomes, bien qu'ils proviennent peut-être de la même source, ce sont : les cellules ganglionnaires, les nids cellulaires et les cellules suprarénales.

Il est intéressant de comparer les rapports des cellules chromaffines avec les ganglions chez divers animaux. Depuis longtemps déjà on a fait remarquer la présence d'éléments chromaffines dans le système nerveux sympathique des Mammifères et sans reprendre ici entièrement cette question, ce qui nous entraînerait trop loin de notre sujet, je rapporterai cependant une observation de Stilling [98 p. 232] qui offre un intérêt particulier. Sa description est accompagnée d'une figure montrant de petits corps brunâtres en connexion avec le sympathique, et dont les rapports avec ce dernier étudiés avec soin permettent des rapprochements intéressants avec la manière d'être des corps suprarénaux des Sélaciens vis-à-vis

des ganglions sympathiques. STILLING a montré que chez divers Mammifères on trouve sur les ganglions sympathiques ou dans leur voisinage de petits amas cellulaires dont les éléments se colorent fortement en brun par les sels de chrome. Il leur donnait le nom de « *cellules chromophiles* » et il proteste avec une certaine raison contre KOSE [98] et KOHN [98], qui postérieurement à sa découverte ont voulu imposer à ces cellules le nom de *chromaffines*. Au point de vue des droits de priorité scientifique, STILLING a raison. Mais j'ai cependant préféré la désignation de KOHN à la sienne, parce qu'elle est peut-être moins banale. Le nom de chromophile est surtout employé comme synonyme de fortement colorable, et l'on sait combien d'éléments ont reçu cette épithète, tandis que celui de chromaffine indique une affinité spéciale pour les sels de chrome ou du moins peut, après explication, être considéré comme tel. Or l'affinité de tous ces éléments pour les sels de chrome est évidemment le caractère qui les distingue le mieux et qui par conséquent doit être retenu avant tous les autres. Ces éléments chromaffines, si l'on en juge par les données déjà anciennes de STILLING [90-92] et par celles plus récentes de KOHN [99] et de DIAMARE [02], paraissent constituer une partie, sinon intégrante du sympathique, du moins habituellement étroitement liée avec lui. Ainsi que je l'ai déjà dit plus haut la figure donnée par STILLING [98, p. 232] présente une réelle importance pour la compréhension de ces rapports entre cellules chromaffines et ganglions sympathiques. Elle montre un gros ganglion ventral avec ses nerfs chez le Chat. On voit que les amas de substance chromaffine ne sont pas précisement unis au ganglion lui-même et contenus dans une même capsule, mais qu'ils siégent au contraire soit le long des gros troncs nerveux, soit en dehors de ceux-ci dans le tissu conjonctif, et entre les amas de graisse que l'on rencontre autour du ganglion et de ses branches. De plus, la substance brune n'est pas groupée en un amas principal simple ou lobé placé au voisinage du ganglion, mais elle est très disséminée, de gros amas se rencontrant assez loin du ganglion, le long des branches nerveuses, d'autres étant rapprochés des ganglions eux-mêmes, d'autres enfin extrêmement petits, étant placés çà et là dans le tissu conjonctif interposé aux nerfs. Ces derniers petits groupes de substance, invisibles à l'œil nu, rappellent tout à fait par leur petitesse et leur dissémination, les petits suprarénaux déjà signalés plus haut dans diverses

Raies (*Raja, Trygon, Myliobatis)* et comme chez ces dernières, ils peuvent être indépendants des ganglions. Ces corps sont donc juxtaposés au ganglion mais non intimement unis avec lui. Et cela est particulièrement vrai pour les moins volumineux de ces amas. Or, ce sont là exactement les relations que l'on trouve chez les Sélaciens, où la substance suprarénale est adjacente à la substance ganglionnaire, mais non encapsulée comme l'a déjà dit Chevrel [90, p. 30] avec elle, sauf dans le cas particulier du corps axillaire.

Il faut remarquer en outre, que chez les Sélaciens, la substance chromaffine prend un développement hors de proportion avec celui qu'elle présente dans les autres animaux. En effet, depuis fort longtemps, cette substance et les masses qu'elle forme ont été reconnues en tant qu'organes distincts chez ces animaux, tandis que chez les Mammifères, bien que l'étude du sympathique ait été poussée beaucoup plus loin et reprise un bien plus grand nombre de fois que chez les Sélaciens, la découverte de la substance chromaffine est de date relativement récente.

TERMINAISONS NERVEUSES

Pour étudier les terminaisons nerveuses dans le corps suprarénal, j'ai employé deux méthodes distinctes : *la méthode de Golgi-Cajal* et la *méthode des colorations vitales au bleu de méthylène.*

La méthode de Cajal a été appliquée en se servant du procédé des imprégnations multiples. L'imprégnation directe ne réussit pas ou mal. Les imprégnations multiples donnent d'assez bons résultats, surtout lorsqu'on a soin de prendre avec le corps suprarénal une certaine quantité du tissu ambiant afin de tâcher de localiser sur ce dernier les précipités de surface. Mais même avec ces précautions, il se produit souvent à la périphérie du corps des précipités gênants qui empêchent une étude aussi complète qu'on le désirerait. Néanmoins il est bon de pratiquer toujours quelques examens après l'emploi de cette méthode, ne serait-ce que pour contrôler les données fournies par d'autres procédés.

La coloration vitale au bleu de méthylène est plus facile et donne des résultats plus satisfaisants. Les corps enlevés sur un animal vivant sont plongés de une à deux heures dans la solution de bleu, puis sont retirés et lavés à l'eau salée au contact de l'air

pendant le même temps. Il importe de ne pas plonger les corps dans l'eau salée, mais de les tenir constamment mouillés, afin de permettre l'accès de l'air dont l'oxygène fait apparaître le bleu sur les terminaisons nerveuses; lorsque la coloration paraît satisfaisante, ce dont on s'assure en examinant à un faible grossissement et sans recouvrir d'une lamelle, on fixe les pièces et la coloration elle-même en employant la méthode de Bethe. Je l'ai employée d'après les indications données in VIALLETON, [99, p. 342]. La fixation obtenue, les pièces sont débitées en coupes et montées dans le baume.

Il est indispensable d'examiner d'abord des pièces montées en entier pour se rendre compte des rapports de leurs nerfs avec les organes ambiants. C'est une préparation semblable qui a servi pour la figure 15 de la Pl. V. Sur cette pièce on voit que le corps suprarénal est très richement innervé. Il reçoit des nerfs de deux sources: 1° d'un gros nerf qui court parallèlement à son bord inférieur; 2° d'un petit rameau nerveux grêle qui l'aborde obliquement par sa face convexe. Du reste, le mode de ramification et la distribution des ramuscules nerveux sont les mêmes dans les deux cas. Le gros nerf qui dans la figure est placé le long du bord inférieur du corps, était accolé à un ganglion sympathique qui n'a pas été représenté pour ne pas compliquer l'image. Les nerfs arrivés à la surface de l'organe se divisent un grand nombre de fois et forment des rameaux très grêles, constitués par une seule fibre nerveuse qui court pendant un certain temps à la surface, puis s'enfonce dans l'épaisseur de l'organe en décrivantdes flexuosités très prononcées. Toutes ces fibres nerveuses, s'enlaçant les unes avec les autres, sans s'anastomoser jamais, forment un plexus extrêmement riche dont la figure donne une idée très exacte. On ne peut distinguer sur cette figure la terminaison des rameaux nerveux, le grossissement employé étant trop faible pour cela.

Les fibres placées dans l'épaisseur du corps suprarénal sont des cylindraxes nus. Elles présentent sur leur trajet les varicosités bien connues des arborisations terminales des nerfs et que J. RENAUT [95, p. 213 et 97, p. 677] appelle les formations perlées.

Pour se rendre un compte exact du mode de terminaison de ces nerfs, il faut employer des coupes que l'on examinera, soit sans coloration préalable autre que celle des terminaisons nerveuses sous l'influence du bleu vital, soit après coloration au carmin aluné. La

fig. 11 de la Pl. IV donne une idée générale de ces terminaisons. On voit que les fibrilles, passant entre les cellules ou les groupes de cellules, présentent un trajet flexueux très marqué et émettent sur ce parcours un certain nombre de branches collatérales qui changent bien vite de plan et sont par suite perdues de vue. Lorsqu'on peut suivre ces branches jusqu'à leur terminaison, on voit qu'après s'être effilées de plus en plus, elles se divisent en un bouquet terminal de fibrilles, qui, passant entre les cellules, se ramifient à leur surface et se terminent par des extrémités libres, parfois légèrement renflées en boules extrêmement petites. Ce sont là les caractères ordinaires des terminaisons nerveuses simples au niveau des épithéliums. Je n'ai pas constaté de bouquets terminaux de formes particulières, pas plus par le bleu de méthylène que par la méthode de Golgi.

La terminaison représentée dans la fig. 11, Pl.IV, appartient à une branche grêle dont le cylindraxe ne présente que des varicosités insensibles. Dans d'autres cas au contraire ces varicosités sont bien plus marquées et forment parfois des renflements ovalaires, ou bien en croissants, ou en petits crochets.

L'ensemble des nerfs considérés sur une coupe un peu épaisse ne donne pas de figure pouvant se rapporter à un groupement quelconque des éléments histologiques de l'organe. Lorsqu'on examine les terminaisons nerveuses dans une glande par exemple, elles rappellent toujours assez fidèlement la structure de la glande elle-même, indiquant par leur direction et par leur assemblage la forme des organes dans lesquels elles se terminent (tubes ou acini). Ici il n'y a rien de pareil. Partout les terminaisons se font sans un groupement spécial de rameaux ou de branches, et l'on peut dire que la distribution homogène des nerfs dans le corps suprarénal, à un faible grossissement, telle que la présente la fig. 15, Pl. V, montre la distribution terminale des nerfs, lesquels se répandent partout indistinctement en branches orientées dans toutes les directions, et sans aucune distribution systématique en groupes quels qu'ils soient.

RÉSUMÉ DE L'HISTOLOGIE

Les corps suprarénaux présentent une enveloppe conjonctive très mince méritant à peine dans certains cas le nom de capsule propre.

On ne trouve dans leur épaisseur que des tractus extrêmement minces accompagnant les plus gros vaisseaux et ne divisant pas la substance propre en lobes distincts. La charpente conjonctive de l'organe est donc réduite à fort peu de chose.

La substance propre est constituée par des cellules particulières, les cellules chromaffines, qui sont des éléments de forme polyédrique, parfois régulière, et pouvant parfois présenter des prolongements assez étendus, mais toujours assez puissants et d'une forme géométrique (en prismes ou en lames), qui ne permet pas de les confondre avec des prolongements de cellules nerveuses. Ces cellules renferment d'habitude une substance qui se colore en brun foncé par les sels de chrôme et qui forme des granulations finesrépandues d'une manière égale au sein de l'élément. Ces cellules sont toutes au contact, sans interposition d'aucune substance étrangère et en particulier de fibrilles connectives comme l'ont cru certains auteurs. L'aspect fibrillaire décrit est dû à une transformation des cellules ordinaires par la présence de nombreuses vacuoles. Cette transformation peut du reste être normale et correspondre à un certain état particulier de la cellule ou bien elle peut être causée par les réactifs, notamment par ceux qui ne fixent pas la substance chromaffine, tels que l'alcool absolu.

Les formes très variables que présentent les cellules des suprarénaux sont dues en grande partie aux différences de la teneur en substance chromaffine qu'elles sont susceptibles de présenter. Les cellules bien remplies de cette substance prennent une forme géométrique nette, avec des dimensions assez considérables, tandis que les cellules vacuolisées s'affaissent sur elles-mêmes. Les formes cellulaires dépendent en partie aussi des changements de calibre des vaisseaux adjacents. En effet la substance propre formée par les cellules chromaffines est parcourue dans tous les sens par les vaisseaux capillaires sanguins qui sont en contact immédiat avec elle, c'est-à-dire avec les cellules qui la constituent, aux parois desquelles s'accole l'endothélium vasculaire sans aucune interposition d'autre tissu. On comprend, que suivant l'état de congestion ou de vacuité des vaisseaux, les cellules adjacentes à ces derniers seront comprimés ou au contraire dilatées à l'excès.

Il résulte de tout cela que les cellules chromaffines doivent être considérées comme formant une *masse épithéliale*, continue dans toute l'étendue d'un corps suprarénal et traversée seulement par des

capillaires sanguins et par des fibres nerveuses terminales. Cette masse cellulaire épithéliale n'est pas divisible par les dissociations en cordons ou en nodules, et elle forme bien, comme il a été dit, un tout continu dont les aspects différents sur les coupes tiennent simplement à un état différent et momentané des cellules.

Dans l'épaisseur de cet amas cellulaire, on trouve un grand nombre de fibres nerveuses terminales qui se divisent en rameaux très fins, appliqués à la surface des cellules, où ils se terminent librement, comme c'est le cas pour les terminaisons épithéliales ordinaires.

Entre les cellules épithéliales on peut trouver çà et là quelques cellules ganglionnaires isolées qui n'offrent pas ici d'importance particulière, puisqu'on peut en rencontrer d'analogues dans tous les organes.

A côté du corps suprarénal proprement dit se trouve le plus souvent un ganglion du sympathique qui lui est plus ou moins étroitement uni. Dans le corps axillaire cette union est très étroite et chez quelques animaux (*Hexanchus griseus, Carcharias glaucus, Squatina angelus, Zygæna malleus),* la pénétration réciproque des deux substances nerveuse et suprarénale est en certains endroits poussée extrêmement loin. Mais ce n'est pas là un caractère de structure ayant une valeur essentielle, car des corps suprarénaux de petite taille peuvent exister isolément en dehors de tout ganglion sympathique.

La structure qui vient d'être indiquée rapproche sensiblement les corps suprarénaux des glandes vasculaires sanguines, et quelle que soit leur origine embryologique, il est incontestable que tous les rapports histologiques qui ont été mentionnés ci-dessus les rangent parmi les organes glandulaires. La découverte de cellules chromaffines dans les ganglions sympathiques ne prévaut pas contre cette manière de voir; car, premièrement, ces corps sont plutôt voisins du sympathique que confondus avec lui (Stilling, [98, Pl. I]); secondement, comme l'a indiqué Diamare [02, p. 428], il ne manque pas d'organes qui sont dérivés du névraxe primitif et qui peuvent cependant jouer un rôle glandulaire (plexus choroïdes etc).

APPENDICE BIBLIOGRAPHIQUE

Leydig [51, 52] décrit les corps suprarénaux comme formés de vésicules closes renfermant des noyaux et une substance fonda-

mentale granuleuse. Il signale l'abondance des vaisseaux sanguins au niveau de ces corps, et emploie le premier pour les désigner le nom de *glande vasculaire sanguine* [51, p. 258]. Mais il suffit de penser à la différence qui existe entre la conception actuelle de ces glandes et celle qu'on s'en faisait au temps de Leydig, pour comprendre que si sa conclusion est la même que la nôtre, la notion histologique qu'il avait de ces organes est cependant sensiblement différente de celle qui a été exposée plus haut ; l'existence de vésicules closes notamment est à rejeter tout à fait.

Semper [75, p. 229] ne s'est pour ainsi dire pas occupé de la structure.

Balfour [78] a bien étudié les corps suprarénaux au point de vue histologique et a eu une notion plus nette de leur structure que quelques-uns des auteurs qui l'ont suivi. Il décrit autour d'eux une capsule fibreuse qui envoie dans leur intérieur des septa les divisant en une série d'alvéoles ou de lobes. Entre ces lobes et accompagnant les septa existe un riche réseau capillaire (p. 240). Le plus souvent on distingue à la périphérie une couche particulière formant comme une « substance corticale » opposée à la substance centrale ou « médullaire ». La substance corticale est constituée par des cellules columnaires, un peu irrégulières et disposées en une rangée tout autour de la périphérie du corps. La substance médullaire est plus ou moins divisée en alvéoles et formée de cellules polygonales. Toutefois Balfour ne veut pas établir de différences profondes entre les éléments de ces deux couches et il fait remarquer que « le caractère des cellules corticales et médullaires est à peu près le même et que les cellules des deux strates paraissent plutôt différer dans leur forme que dans aucun autre point essentiel » [78, p. 241]. Il a bien remarqué la différence qui existe entre le corps axillaire et les suivants au point de vue du développement des cellules ganglionnaires, qui est toujours beaucoup plus marquée dans le premier. Si on examine en même temps que cette description sa fig. 6 Pl. XVIII, qui représente une coupe de suprarénal de *Scyllium* adulte durci dans l'acide chromique, on est frappé par la disposition nettement épithéliale qu'il donne aux éléments spécifiques de cet organe. Si donc on met de côté la question de la distinction des substances corticale et médullaire, qui n'est pas justifiée, on voit que la description de Balfour se rapproche plus que toutes les autres de la réalité, d'autant mieux que l'auteur lui-même ne paraît pas attribuer

à sa couche corticale une bien grande valeur, puisqu'il assimile ses cellules à celles de la couche médullaire. Ce qui est le moins exact dans la description de BALFOUR, c'est certainement l'importance qu'il attribuait aux septa.

CHEVREL [89] a, le premier, montré l'erreur de BALFOUR au sujet des septa conjonctifs : il a suivi sur des coupes sériées les prétendues cloisons et a fait voir que c'étaient en réalité de simples tractus isolés [p. 25]. Il a montré aussi qu'il n'y avait pas lieu de distinguer une substance corticale et une substance médullaire. Mais il n'a pas connu la véritable structure des corps et il a donné le premier cette notion inexacte que leurs cellules propres pouvaient être plongées dans un stroma fibrillaire, émané de la capsule et par conséquent de nature conjonctive. Et il limite si mal les corps cellulaires qu'il parle même à certains endroits de noyaux libres et nus (p. 28). A vrai dire le travail de CHEVREL n'avait pas pour but immédiat l'étude histologique de ces corps, et on comprend qu'il n'ait pas poussé aussi loin qu'il l'aurait fallu l'étude de leurs détails de structure. Rappelons toutefois qu'il est le premier à avoir fait des injections vasculaires. Il a aussi indiqué la présence à la surface des organes suprarénaux de rameaux nerveux très fins, sans du reste les suivre sur les coupes dans l'intérieur de l'organe.

SWALE VINCENT [97 *b*] tombe dans les mêmes erreurs que CHEVREL et représente comme lui des cellules éparses au milieu d'une substance fondamentale fibrillaire plus ou moins abondante. La figure qu'il donne [fig. 41, Pl. XIII] montre qu'il n'a dû avoir sous les yeux que des préparations défectueuses, et cela n'est pas étonnant puisqu'il a employé le liquide de Müller, qui, on l'a vu, ne donne pas une consistance suffisante aux pièces pour permettre d'employer sans désavantages les inclusions à la paraffine dont s'est servi l'auteur. VINCENT signale (p. 65) des différences dans la colorabilité et dans la dimension des noyaux des cellules suprarénales, ce qui est parfaitement exact.

KOHN [99] a donné le travail histologique le plus étendu que nous possédions encore sur ce sujet. Mais comme les deux auteurs précédents il n'a pas reconnu la constitution épithéliale des corps suprarénaux et il considère les cellules chromaffines comme disposées isolément au milieu d'autres éléments mal déterminées (p. 297), comme on le voit dans ses fig. 7, 8 et 9 [Pl. XV]. Dans la dernière il représente nettement de grosses cellules chromaffines

munies de prolongements assez forts, plongées au sein d'un tissu fibrillaire vague et mélangées à d'autres cellules, dont il considère certaines comme des cellules nerveuses. Pourtant si l'on examine attentivement sa fig. 9 on voit que des quatre cellules ganglionnaires représentées en *g*, trois au moins sont certainement des cellules chromaffines ayant perdu leur coloration brunâtre (et l'on sait que cela se produit fréquemment), rangées d'une manière parfaitement régulière comme des cellules épithéliales. Il est certain que la substance fibrillaire interstitielle de Kohn n'est autre chose que les points où les cellules chromaffines ont subi la vacuolisation déjà indiquée; revenues sur elles-mêmes, plissées en long et chiffonnées, elles ont pris un aspect fibrillaire. Toutefois dans certains points, Kohn a observé la disposition régulière des cellules et notamment à la périphérie des corps (p. 297). Le plus grand intérêt de son travail consiste dans la comparaison qu'il a faite des cellules chromaffines avec les éléments du sympathique et dans la valeur que l'étendue de ses recherches a donnée à cette comparaison. Si d'autres auteurs avaient déjà signalé avant lui la présence de cellules chromaffines dans le sympathique, il n'en est pas moins vrai qu'il a eu le mérite de pousser plus loin que ses devanciers l'étude des cellules en question chez les Sélaciens. Quant aux vaisseaux, il ne s'en est pour ainsi dire pas occupé, et tout entier à sa conception de la nature nerveuse des corps il a négligé les autres côtés de la question et notamment ce qui rapproche ces corps des glandes vasculaires sanguines. Il n'a pas cherché s'il existait des terminaisons nerveuses.

Giacomini [98] pense, avec raison à notre avis, que les suprarénaux ne sont pas formés de cellules nerveuses, mais qu'il s'agit au contraire d'éléments épithéliaux et sécrétants dont les relations avec le sympathique méritent d'être élucidées.

Diamare [02] a étudié longuement les cellules du sympathique et les nids cellulaires qui peuvent exister dans les coupes de suprarénal. Il considère les cellules ganglionnaires, les cellules des nids et celles du suprarénal comme des formes pouvant provenir d'une même origine embryologique, mais non pas comme les phases différentes d'une évolution plus ou moins continue ou cyclique. Et, sans s'appuyer du reste sur l'étude détaillée des vaisseaux pour corroborer l'idée de la nature glandulaires de ces corps, il penche cependant en faveur de cette opinion. Il fait remarquer que leur

origine nerveuse ne serait pas un obstacle à cette manière de voir, puisque des épithéliums glandulaires (plexus choroïdes) peuvent venir manifestement d'une partie de l'ébauche nerveuse du névraxe. Il termine en considérant les corps suprarénaux comme des corps épithéliaux, d'origine neurale.

DEUXIEME PARTIE

CHAPITRE PREMIER.

ANATOMIE DES CORPS INTERRÉNAUX.

On sait que Balfour a désigné, sous le nom de *corps interrénal*, un corps épithélial impair et médian, placé chez les Sélaciens, au devant de la colonne vertébrale, dans la partie postérieure de la cavité abdominale. Les données que l'on possède actuellement sur l'origine embryologique de ce corps, aussi bien que son étude comparative chez les différents Sélaciens, montrent que le cas observé par Balfour, et dans lequel l'organe est impair, ne représente pas la disposition typique et primitive de cet organe, qui est au contraire originellement composé de parties paires. Aussi vaut-il mieux, pour désigner ces parties, employer l'expression de « *corps interrénaux* », et je m'en suis servi en tête de ce chapitre. Toutefois, comme leur structure est absolument la même et que leur ensemble forme un tout très homogène, j'ai continué à me servir dans le cours du texte de l'une et de l'autre des désignations sus-indiquées et j'ai employé tantôt le mot de corps interrénal, tantôt celui de corps interrénaux.

Les corps interrénaux se distinguent des suprarénaux par un certain nombre de caractères :

1° Ils sont représentés soit par un cordon allongé impair et médian (Squales), soit par divers nodules pairs asymétriquement placés (Raies). Ces différents fragments sont dispersés d'une manière très variable dans le territoire réservé à l'interrénal, et ne se répètent jamais régulièrement ni métamériquement comme le font les suprarénaux.

2° Leur couleur est d'un jaune clair, vif, qui permet de les reconnaître aisément sur le frais et d'en distinguer même les plus petits fragments d'avec la substance propre du rein voisin qui est toujours d'une couleur gris rosé. Contrairement aux suprarénaux ils ne se colorent pas par les sels de chrome et gardent leur couleur naturelle

chez les animaux qui ont séjourné quelque temps seulement dans le bichromate de potasse.

3° Ils sont limités à la moitié postérieure de la cavité abdominale, et ne la dépassent guère en avant, même dans les cas où ils sont très allongés. En tout cas ils ne s'avancent jamais jusqu'au niveau du groupe antérieur des suprarénaux et de l'artère axillaire.

4° Enfin, ils ne présentent pas de rapports constants avec les artères segmentaires, ni avec les ganglions sympathiques.

Leur forme extérieure varie beaucoup. Chez certaines espèces ils constituent un long cordon, tour à tour renflé à la manière d'un fuseau et rétréci, jusqu'à prendre l'aspect d'un fil presque imperceptible. Ce cordon est situé à peu près sur la ligne médiane entre les deux reins (Squales). Dans d'autres espèces l'organe est plus court, plus ramassé et forme une masse allongée située vers la partie postérieure de la cavité abdominale et accolée à l'un des reins *(Squatina angelus)*. D'autres fois encore il peut être double et pair, mais ses deux moitiés ne sont pas symétriquement placées par rapport à l'axe du corps (Raies).

La position du corps interrénal et sa forme extérieure ont été bien étudiées, entre tous les auteurs récents, par V. Diamare [95, 96]. J'aurai cependant quelques détails à ajouter à ceux qu'il nous a fait connaître, notamment à propos de la fragmentation quelquefois très prononcée de ce corps chez les Raies, et à propos de ses rapports avec les gros vaisseaux. Ces détails me paraissent d'autant plus utiles qu'il s'agit d'une question encore neuve et que l'on ne possède pas de notions bien précises sur ce sujet dont il est à peine fait mention dans les auteurs classiques d'anatomie comparée.

CORPS INTERRÉNAUX CHEZ LES SQUALES

Examinons d'abord la forme et la disposition de l'interrénal chez les Squales. Chez la plupart de ces animaux, le corps interrénal est impair et médian. Il forme un cordon allongé qui s'étend, en arrière à peu près jusqu'à l'extrémité postérieure du rein, mais sans l'atteindre, en avant, sur une longueur variable suivant les diverses espèces. Chez *Scyllium canicula*, par exemple, l'interrénal va en arrière jusqu'à 12 à 15 millimètres de l'extrémité postérieure des reins soudés l'un à l'autre. Au delà de son extrémité postérieure il

existe toujours au moins une paire de corps suprarénaux. En avant, il se poursuit jusque vers la partie effilée du rein, c'est-à-dire jusqu'au

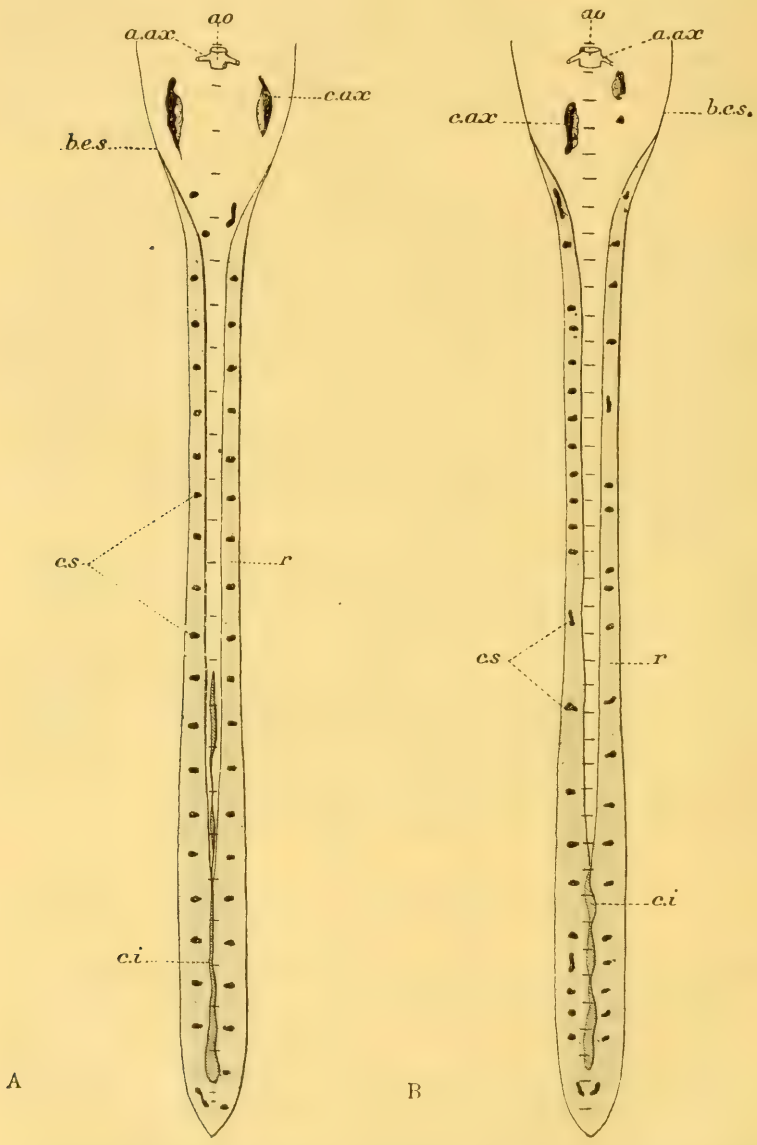


Fig. 10. — Corps interrénal chez les Squales. — A, *Mustelus lævis;* B, *Centrina vulpecula; ao.*, aorte ; *a.ax.*, artère axillaire ; *b.e.s.*, bord externe du sinus; *c.ax.*, corps axillaire; *c.i.*, corps interrénal; *c.s.*, corps suprarénaux ; *r.*, rein.

niveau du groupe moyen des suprarénaux, et en particulier jusque vers le 10e segment à partir de l'axillaire, le nombre total des segments de la cavité abdominale étant de 29. Chez cette espèce, l'interrénal forme un long cordon présentant des renflements fusiformes, reliés entre eux par des filaments très grêles de la même substance. Il peut arriver que le cordon se rompe par places, donnant lieu à une fragmentation que nous trouverons très fréquente chez les Raies. Et dans ce cas, les différents fragments sont placés, ou bien dans la continuité les uns des autres, ou bien les extrémités voisines de deux fragments peuvent chevaucher l'une sur l'autre. Lorsqu'il en est ainsi on a, sur une coupe transversale faite à ce niveau, deux interrénaux voisins, ce qui rappelle la disposition paire de ces organes chez certaines Raies, et aussi, il importe de s'en souvenir, la disposition embryonnaire de ces corps, qui sont primitivement pairs comme l'a indiqué Van Wijhe [89, p. 500].

Chez *Scyllium*, et en général dans les espèces où les bords internes du rein se touchent sur la ligne médiane, la partie postérieure de l'interrénal disparaît, cachée sous la partie fusionnée des deux reins, et n'est pas immédiatement visible lorsqu'on examine les organes en place. On ne voit apparaître l'interrénal qu'à partir du point où les deux reins s'écartent l'un de l'autre, et encore faut-il souvent pour le distinguer sur le frais, ouvrir les veines cardinales derrière lesquelles il est placé, ou bien à la partie postérieure, la veine impaire qui les remplace (veine interrénale).

Pour se rendre un compte exact des rapports anatomiques de cet organe, il est bon d'examiner des coupes transversales de la cavité abdominale faites en série.

Au niveau de la partie postérieure de cette cavité, le corps interrénal siège dans une masse de tissu conjoncif située en arrière des reins, au-devant de l'aorte, et limitée de chaque côté par les veines de Jacobson. Ce rapport explique pourquoi, lorsqu'on détache les reins de la paroi abdominale en enlevant avec eux l'aorte, on voit immédiatement le corps interrénal très facilement reconnaissable à sa couleur jaune clair. Chez d'autres Squales au lieu d'être contenu dans le tissu conjonctif post-rénal et pré-aortique, l'interrénal s'enfonce au contraire entre les deux reins. Aussi lorsqu'on fait la préparation indiquée plus haut, c'est-à-dire lorsqu'on enlève les reins et l'aorte, et qu'on les examine par la face postérieure, l'interrénal est invi-

sible. Cette disposition est particulièrement nette chez *Hexanchus griseus* où pour trouver l'interrénal il faut inciser les reins suivant la ligne de leur fusion sur une épaisseur assez grande.

En avant, lorsque les deux veines cardinales deviennent distinctes, l'interrénal se place non pas, comme on pourrait le penser dans l'épaisseurs même de la cloison qui les sépare l'une de l'autre, ou tout au moins au niveau de l'implantation de cette cloison au-devant de l'aorte c'est-à-dire en un mot sur la ligne médiane, mais il est toujours plus ou moins déjeté à droite ou à gauche, derrière l'une des deux cardinales (fig. 3, Pl. II). De là l'indication d'inciser la paroi antérieure ventrale de ces veines pour apercevoir le corps sur frais.

La disposition de l'interrénal en cordon allongé est, comme l'a fait remarquer Diamare [96, p. 6], la plus fréquente chez les Squales. Toutefois dans le genre *Squatina*, qui à ce point de vue peut être considéré comme une transition vers les Raies, le corps interrénal est beaucoup plus court, beaucoup plus ramassé, et présente une série de lobes extérieurs assez marqués. Il est situé non sur la ligne médiane, mais à droite ou à gauche, contre le rein correspondant.

CORPS INTERRÉNAUX CHEZ LES RAIES.

Chez les Raies, le corps interrénal ne présente jamais la forme d'un cordon allongé s'étendant sur une grande longueur de la cavité abdominale. Il est le plus souvent réduit à une masse de forme arrondie ou ovalaire qui siège d'un côté de la ligne médiane, contre le bord interne des reins (par exemple *Trygon violaceus*, fig. 26, Pl. II in Diamare [96]). D'autrefois, ce corps est représenté par deux moitiés situées à droite et à gauche de la ligne médiane, le plus souvent à des hauteurs différentes, et qui peuvent s'unir parfois par un pont de substance interrénale de manière à prendre la forme d'une haltère qui coupe un peu obliquement l'axe de l'animal (*Raja asterias*, *Myliobatis aquila* in Diamare [96, fig. 22 et 28, Pl. II). De son côté Swale Vincent, [97, Pl. X, fig. 6] a représenté un cas où le corps interrénal était formé de deux bandes situées de part et d'autre de la ligne médiane, mais inégalement développées en longueur, réunies l'une à l'autre par une bande transversale, de telle façon que l'ensemble du corps avait à peu près la forme d'un H irrégulier.

D'après les recherches que j'ai faites, la dualité de l'interrénal est de beaucoup le cas le plus fréquent chez les Raies, et si elle a échappé aux observateurs dans quelques espèces comme *Trygon pastinaca*, *Torpedo marmorata*, c'est que les deux parties droite et gauche sont parfois d'une inégalité telle que l'attention étant détournée par un corps unilatéral bien développé et très visible à l'œil nu, on laisse échapper de tous petits corps identiques, quelquefois à peine visibles, qui sont placés de l'autre côté. En réalité, comme le montrent les schémas ci-joint, les corps interrénaux peuvent être représentés de la manière suivante chez les diverses Raies. Tantôt on distingue un gros corps interrénal unilatéral qui peut être placé soit à droite soit à gauche, et de l'autre côté, à une hauteur différente, un ou deux petits corps interrénaux arrondis. Il en est ainsi, par exemple, chez les *Torpedo*, *Myliobatis* et *Trygon*. D'autrefois, comme chez *Raja punctata* et *Raja clavata*, les corps interrénaux sont représentés par une série de nodules irréguliers de forme, de volume et de nombre, qui sont placés à droite et à gauche sur le bord interne des reins correspondants.

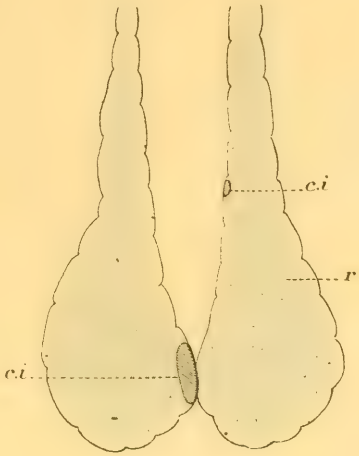


Fig. 11. — Corps interrénaux chez *Trygon pastinaca*. — *c.i.*, corps interrénaux; *r.*, rein.

Dans tous les cas, aussi bien chez *Raja* que dans les autres genres, à côté des corps qui ont été représentés dans les dessins, il en existe d'autres de même nature, mais de taille si petite qu'ils sont à peine visibles à l'œil nu et qui ne sauraient être représentés distinctement sur nos figures. J'ai observé comme Swale Vincent et Diamare l'union des corps interrénaux de droite et de gauche sur la ligne médiane chez *Raja punctata*. Mais parfois cette union n'est qu'apparente et ne consiste que dans la fusion des capsules connectives des deux corps.

Signalons aussi, que chez *Lævirаja oxyrynchus*, DIAMARE [96, p. 7] trouve que l'interrénal allongé en cordon constitue une

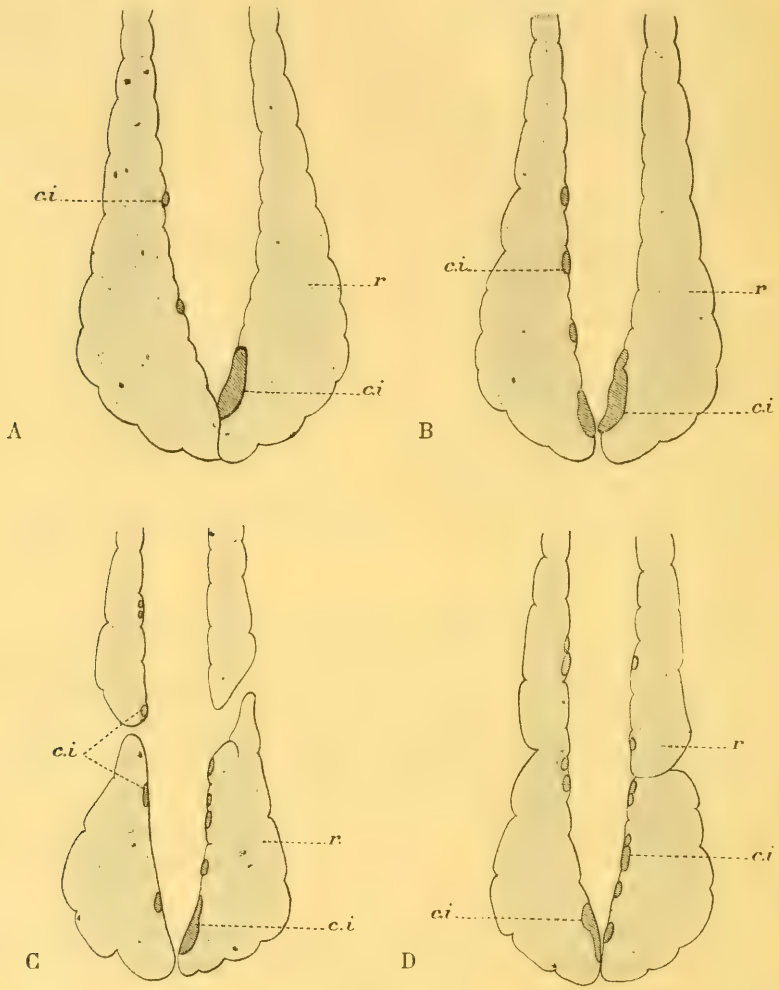


FIG. 12. — Corps interrénaux chez les Raies (schéma). — A, *Myliobatis aquila;* B, *Torpedo marmorata;* C, *Raja clavata;* D, *Raja punctata;* *c.i.*, corps interrénaux ; *r.*, rein.

forme de passage entre la disposition de cet organe chez les Raies et celle qu'il présente chez les Squales. Il faut remarquer cependant

que sa fig. 27, Pl. II représentant cette disposition n'est pas en faveur de sa manière de voir, si on la compare avec la fig. 19 de la même planche représentant l'interrénal de *Scyllium canicula*. Dans ce dernier cas en effet l'interrénal s'étend fort loin en avant même au niveau du point où les reins s'effilent et deviennent très grêles. Chez *Lœviraja*, au contraire, l'interrénal est très exactement limité à la portion postérieure des reins et ne s'étend pas sur plus du quart de la longueur de ces derniers, bien qu'eux-mêmes conservent sur toute cette longueur un développement assez considérable.

RAPPORTS ET CONNEXIONS VASCULAIRES.

Existe-t-il, comme le pense DIAMARE [96, p. 7], un rapport entre la forme des reins et celle de l'interrénal, ce dernier étant allongé dans le cas où le rein s'étend dans une grande longueur, ou bien au contraire globuleux et ramassé sur lui-même là où le rein est large et court. Cela paraît évident d'une manière générale. Mais il ne faudrait pas attribuer à ce rapprochement trop d'importance et il importe de se rappeler à ce sujet que chez *Trygon et Torpedo* le corps interrénal est court, ramassé placé principalement à la partie postérieure des reins, tandis que chez *Raja asterias*, il s'étend beaucoup plus en avant le long du bord interne des reins. La différence de forme du rein entre ces deux genres n'est pas telle que cette disposition différente des interrénaux en découle naturellement et il y a certainement quelque chose de plus que la forme extérieure du rein dans les raisons qui déterminent la disposition anatomique de l'interrénal. Il n'est pas aisé de voir quels sont les facteurs qui ont pu ici produire les dispositions particulières. On a vu à propos des suprarénaux comment la situation et le nombre de ces derniers ont été influencés par la disposition des vaisseaux sanguins. Ici, en l'absence de connexions vasculaires aussi importantes que celles des suprarénaux, on ne peut proposer aucune hypothèse pour expliquer la disposition qui vient d'être indiquée.

Toutefois si l'on se souvient des données embryologiques de VAN WIJHE [89, p. 500] d'après lesquelles le corps interrénal proviendrait d'ébauches primitivement paires et métamériques, on voit que la disposition du corps interrénal chez les Raies, et en particulier celle qu'il offre chez *Raja punctata*, chez laquelle il est représenté par plusieurs petits corps situés à droite et à gauche de la

ligne médiane, à des hauteurs variables, il est vrai, et en nombre inégal pour les deux côtés, on voit dis-je, que dans ce cas la disposition paraît plus voisine de l'état primitif qu'elle ne l'est chez les autres Raies, et surtout chez les Squales.

Nous avons dit que chez les Raies le corps interrénal est en réalité représenté par un nombre variable de petits nodules distincts présentant tous la même structure et placés à droite et à gauche de la ligne médiane. La disposition qu'il offre chez les Squales, bien qu'apparemment très différente, semble cependant pouvoir être rapprochée elle aussi d'une disposition primitive paire. En effet, le corps interrénal de ces animaux, bien que paraissant constitué le plus souvent par un cordon continu impair et médian, est souvent aussi fragmenté en plusieurs segments. Il y a donc déjà dans ce cas des nodules interrénaux distincts. Mais il arrive aussi comme nous l'avons vu plus haut que les deux extrémités voisines de deux de ces segments consécutifs chevauchent l'une sur l'autre sur une plus ou moins grande longueur, et dans ce cas, sur une coupe transversale de l'animal faite à ce niveau, on rencontrerait deux corps interrénaux de part et d'autre de la ligne médiane, comme chez les Raies.

Chez les Raies, où l'interrénal est le plus souvent représenté par des corps pairs, il peut arriver qu'un de ces corps soit juxtaposé à un suprarénal du même côté. Mais ce n'est là qu'un accolement fortuit; il n'y a pas continuité des deux substances et jamais ces deux sortes d'organes ne passent l'un dans l'autre, contrairement à ce qu'a écrit Semper [75, p. 228].

Les interrénaux ne contractent non plus aucun rapport étroit avec les ganglions sympathiques, et si l'on peut observer dans certains cas un accolement entre ces deux sortes d'organes, ce rapport n'offre pas plus de signification que celui des corps suprarénaux rappelé ci-dessus. On sait que le sympathique peut envoyer à l'interrénal de minces filets qui courent à sa surface et suivent les vaisseaux dans la profondeur de l'organe (Diamare [96, p. 10]).

Les interrénaux ne sont pas comme les suprarénaux placés sur le trajet des artères segmentaires. Ils reçoivent leur vascularisation de diverses sources. Chez les Squales, où ils forment un long cordon impair, mince, on voit que ce dernier présente sur toute sa longueur une petite artériole extrêmement grêle placée sur un de ses bords

et qui court parallèlement à lui un peu en dehors de sa capsule connective. Cette artériole, qui existe même aux endroits où le corps interrénal est très effilé, résulte de la fusion dans le sens longitudinal des branches de petites artères placées latéralement et qui constituent les véritables origines de la vascularisation du corps. Ces branches artérielles d'origine sont peu nombreuses, même dans le cas où l'interrénal est très long, comme chez *Scyllium*, et leur nombre est toujours inférieur à celui des paires d'artères segmentaires correspondantes. Ces artères viennent de deux sources : les unes (*r.c.i.* de la fig. 13 du texte) naissent d'artères segmentaires, un peu en dedans du point où est placé le suprarénal, puis elles se portent transversalement en dedans et arrivées sur le corps interrénal elles se bifurquent, de telle manière que leurs deux branches de bifurcation, placées dans le prolongement l'une de l'autre, forment comme la barre transversale d'un T dont l'artère d'origine constituerait la branche verticale. Ces deux branches de bifurcation forment ainsi une partie plus ou moins étendue de l'artériole longitudinale dont nous avons parlé plus haut. D'autres branches naissent d'une artère mésentérique (*a.m.* fig. 13) et arrivées sur le corps interrénal se comportent comme les précédentes. Il arrive parfois qu'une artère venue d'une intercostale aborde l'interrénal d'un côté, tandis qu'une branche d'une mésentérique l'aborde de l'autre côté, sur l'extrémité opposée du même diamètre. Dans ce cas, ces deux branches se comportant suivant la règle énoncée plus haut, il en résulte qu'il y a deux

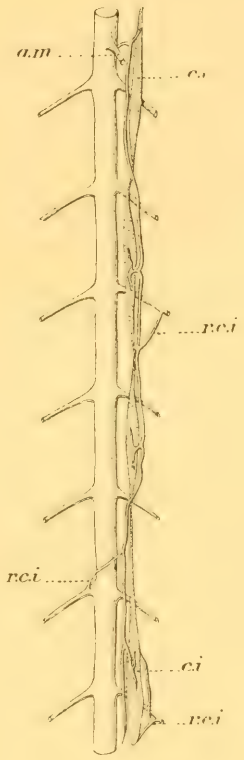


Fig. 13. — Vascularisation de l'interrénal chez *Scyllium canicula* (schéma). — *a.m.*, artère mésentérique donnant une branche pour le corps interrénal; *c.i.*, corps interrénal; *r.c.i.*, rameaux du corps interrénal venant des intercostales.

artérioles longitudinales parallèles au corps sur ce point (voyez la partie inférieure de la fig. 13 du texte).

Dans les cas où l'interrénal est formé de masses globuleuses, simples ou multiples, mais non reliées entre elles par un cordon, comme c'est le cas chez les Raies (*Torpedo marmorata*, *Trygon pastinaca*), chacune de ces masses reçoit une artériole émanée de l'intercostale la plus voisine et qui pénètre dans l'intérieur du corps pour s'y capillariser aussitôt. Bien entendu il n'y a pas dans ce cas de petites artérioles satellites du corps.

Il résulte de cette description que le nombre des artères destinées à l'interrénal est absolument irrégulier, que jamais deux artères paires ne se rencontrent à un même niveau pour fournir à l'interrénal, mais que tantôt il reçoit une branche d'une intercostale droite, puis, un peu plus en avant ou plus en arrière, une branche venue d'une intercostale gauche, enfin qu'il peut même être irrigué par des vaisseaux qui appartiennent à un tout autre système que celui des vaisseaux segmentaires (vaisseaux mésentériques). Par conséquent l'interrénal se trouve au point de vue de sa vascularisation dans des conditions tout à fait différentes de celles qu'ont présenté les suprarénaux, puisque ses artères ne sont ni segmentaires ni en nombre exactement correspondant à celui des renflements qu'il offre, et que l'on pourrait considérer jusqu'à un certain point de vue comme les représentants des interrénaux isolés des Raies. On peut voir même chez *Scyllium* que très souvent les artères d'origine n'existent pas au niveau des renflements du corps, mais bien dans l'intervalle de ces derniers, au niveau de ses parties les plus rétrécies, réduites à un filament d'une minceur extrême.

En somme, il n'y a là aucun des rapports essentiels et fondamentaux que nous avons trouvés à propos des suprarénaux entre les corps et les vaisseaux. L'interrénal, si vraiment il provient d'ébauches métamériques nombreuses, a perdu à un bien plus haut degré que les suprarénaux toute trace de cette constitution primitive.

L'interrénal ne présente pas non plus les rapports étroits qu'offrent les suprarénaux avec les veines cardinales. Lorsqu'il est plongé dans la substance du rein, comme chez *Hexanchus griseus*, il est évidemment entouré de toutes parts par les larges capillaires veineux de cet organe. Dans les autres cas il est situé dans le tissu conjonctif placé en arrière des veines cardinales, et séparé de l'une

ou de l'autre de ces veines par une lame de tissu conjonctif qui peut être parfois extrêmement mince, comme on le voit sur des embryons déjà assez développés de *Torpedo marmorata* (embryons de 38 millimètres). Mais même dans ce cas, jamais l'interrénal ne fait saillie dans la veine cardinale correspondante, comme cela se rencontre pour les suprarénaux antérieurs, et les rapports avec les veines sont évidemment beaucoup moins étroits.

L'interrénal ne possède pas non plus de capsule veineuse dépendant du système porte rénal, comme nous l'avons vu au contraire dans les suprarénaux. A propos de ces derniers, j'ai fait remarquer que JOURDAIN [59, p. 327] représente seulement le corps interrénal comme l'équivalent des capsules surrénales des Vertébrés supérieurs. Or sur sa fig. 2, Pl. VI, il indique des branches veineuses qui, partant du rein, se ramifieraient dans l'interrénal pour en ressortir sur le côté opposé à l'état de veinules qui déboucheraient dans la veine cardinale correspondante. Il y aurait donc ainsi au niveau de ces corps une circulation veineuse porte constituant un petit système porte suprarénal d'après JOURDAIN [59, p. 328]. Les injections que j'ai faites infirment cette manière de voir. Le sang qui traverse l'interrénal lui est apporté par les artères dont il a été question plus haut, et il n'en reçoit pas d'autres sources. Il n'y a donc pas de système porte interrénal à proprement parler et de plus il n'y a pas autour de l'interrénal cette enveloppe veineuse, dépendance du système porte rénal, qui existe au niveau des corps suprarénaux.

APPENDICE BIBLIOGRAPHIQUE

Les données sur l'anatomie des corps interrénaux sont beaucoup moins nombreuses et beaucoup moins précises que celles ayant trait aux corps suprarénaux. La plupart des auteurs se sont contentés de signaler la présence de ces corps, mais ne se sont pas préoccupés de leurs connexions. On n'a pas recherché les sources de leur vascularisation ni leurs rapports avec les grands vaisseaux veineux. Enfin à cause de l'emploi d'un même mot, celui de corps ou d'organes surrénaux, pour désigner l'interrénal et le suprarénal à la fois, il est résulté des confusions qui rendent très pénible la lecture de certains auteurs, notamment celle de STANNIUS que BALFOUR déclarait déjà peu compréhensible (not quite intelligible) et qui a paru si peu

clair à SWALE VINCENT que ce dernier considère l'expression de BALFOUR comme un euphémisme.

Le premier auteur qui ait fait mention de l'interrénal est RETZIUS. En 1819, il signale sa présence chez *Squalus glaucus, Squalus acanthias, Raja clavata, Raja fullonica* et *Raja batis.*

STANNIUS [39] découvrit, chez les Poissons osseux, des corps qu'il appela corps surrénaux et qu'il compara aux organes de même nom chez les Vertébrés supérieurs. Mais il ne s'occupa pas dans ce mémoire des Sélaciens ; néanmoins comme il a pris une certaine part à la découverte des organes surrénaux chez les Poissons, y compris les Sélaciens, ainsi qu'on le verra à propos d'un de ses mémoires ultérieurs, il importe de citer dans l'ordre chronologique les différentes contributions qu'il a pu apporter à ce sujet, afin d'éviter des confusions qui ne manqueraient pas de se produire, qui se sont produites déjà du reste, rendant si difficile la lecture de l'historique de cette question dans certains auteurs. Pour la même raison, je citerai aussi ECKER [47, p. 111] qui a fait une étude des corps surrénaux chez les Poissons, mais seulement chez les Téléostéens (Saumon et Brochet).

STANNIUS en 1846 décrivit les organes surrénaux chez les Poissons cartilagineux et chez les Poissons osseux. Mais il ne parle pour les premiers que de l'interrénal, les suprarénaux lui demeurèrent encore inconnus.

Ensuite parut le travail de LEYDIG [51] qui signala pour la première fois les corps suprarénaux segmentaires et où il mentionna à peine l'interrénal (p. 264.) Mais il décrivit ultérieurement [52], avec plus de détails, le corps interrénal déjà connu depuis RETZIUS [19] et fit remarquer sa forme allongée chez *Scymmus lichia,* en opposition avec la forme plus arrondie chez *Torpedo* et morcelée chez *Raja* (p. 71). Dans ce mémoire, LEYDIG, influencé surtout par l'abondance de la graisse dans l'interrénal, ne le considère pas comme l'homologue de la capsule surrénale des Vertébrés supérieurs, mais plutôt comme celui du corps adipeux des Amphibiens ; pour lui, ce sont les corps pairs qu'il avait découverts l'année précédente (corps suprarénaux) qui représentaient la capsule surrénale des Sélaciens (p. 17).

Dans un mémoire un peu postérieur [53], le même auteur revient sur cette opinion pour l'abandonner. Ayant vu chez les Amphibiens, les corps annexés aux ganglions du sympathique et comparables

aux suprarénaux des Sélaciens devenir plus volumineux au niveau des reins, et se continuer avec la bande jaune placée sur les reins (qui correspond à ce que l'on appelait jusqu'alors les capsules surrénales), Leydig se convainquit que les bandes jaune ocre et les corps de même couleur des Raies et des Squales devaient être regardées comme les capsules surrénales (p. 14). Comparant plus loin les capsules surrénales des Poissons cartilagineux et des Reptiles nus avec celles des Mammifères, il dit que les capsules surrénales jaune d'ocre des Poissons et des Amphibiens correspondent à la substance corticale des capsules surrénales des Mammifères, tandis que la substance médulaire des capsules de ces derniers est représentée par les vésicules qu'il a découvertes chez les Plagiostomes et chez les Reptiles, et qui sont des parties du sympathique, se continuant dans la substance jaune déjà connue comme capsules surrénales (p. 104).

Stannius [54], dans la 2e édition de son *Manuel de Zootomie* tenant compte de la découverte des corps pairs par Leydig signale l'existence de ces derniers. Mais sa description est peu claire, comme on l'a vu plus haut.

Jourdain [59], dans une figure empruntée avec quelques modifications à un album de Ch. Robin, représente le corps interrénal de *Raja clavata* vu par la face supérieure ou dorsale. C'est une des meilleures figures que nous possédions de cet organe. On voit que l'interrénal consiste en cinq fragments distincts, arrondis ou ovoïdes, les postérieurs plus courts, les antérieurs plus allongés, placés entre le bord interne du rein et la veine cardinale correspondante. Le plus antérieur de ces amas arrive à peu près en avant jusqu'à la moitié antérieure des reins (fig. 2, Pl. VI).

Semper [75, p. 228] précise bien la situation de l'interrénal à la la portion postérieure des deux reins, entre la veine caudale impaire et l'aorte. On a vu d'autre part qu'il a faussement cru à une continuité de substance entre l'interrénal et les suprarénaux.

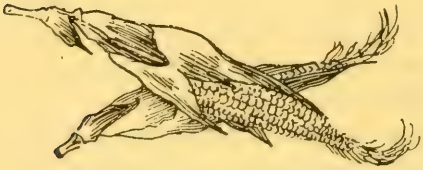
Balfour [78, p. 244] ne donne aucune indication nouvelle sur l'anatomie de l'interrénal dont il ne parle du reste que brièvement.

Chevrel [89] représente très exactement la forme de l'interrénal chez un Scyllium [Pl. I, fig. 2]. Il a noté la fragmentation possible de son extrémité antérieure en petits îlots distincts. Chez les Rajidés il signale la forme de l'interrénal en petites masses isolées, rejetées tantôt sur la face interne du rein droit, tantôt sur celle du rein gauche [p. 57].

Les recherches de Pettit [96] sont venues confirmer et préciser les données précédemment acquises sur l'anatomie du corps interrénal (p. 83).

Diamare [96] a décrit avec beaucoup de détails la forme extérieure et la disposition de l'interrénal chez un assez grand nombre d'espèces. C'est lui qui le premier a accordé toute son importance au groupement des différentes formes de l'interrénal en deux types principaux : 1° le type allongé et impair des Squales ; 2° le type globuleux et pair chez les Rajidés. Il a même noté des variations nombreuses de ces deux types, surtout du second, qu'il a représentées dans un certain nombre d'espèces (p.6 et 7 et Pl. II). C'est en somme le travail le plus complet que l'on possède sur la question.

Swale Vincent [97, p. 53] et Kohn [99, p. 291] ont donné une bonne description de la disposition générale de ces organes chez les Squales et les Raies, mais ils ont peu insisté sur leur anatomie et se sont surtout attachés à leur étude histologique.



CHAPITRE II.

HISTOLOGIE DES CORPS INTERRÉNAUX.

Pour l'étude de l'interrénal comme pour celle des suprarénaux il importe de se servir de matériel aussi frais que possible, et de fixateurs énergiques. Ceux qui m'ont donné les meilleurs résultats sont en première ligne le liquide de Flemming et le liquide J. de Laguesse, puis les liqueurs de Zenker, de Tellyesniczki, de Bouin. Comme le liquide de Müller ne fournit aucune réaction spécifique pour l'interrénal, je ne m'en suis pas servi.

Le liquide de Flemming colore très énergiquement l'interrénal en noir. Il en est de même d'une manière générale pour les autres composés osmiques, bien que la substance qu'ils colorent en noir se comporte un peu différemment, après la fixation, dans le lavage par les essences. Ainsi, après le liquide de Cajal, il est très difficile de dissoudre par l'essence de girofles, de bergamotte, d'origan, etc., la substance colorée en noir pendant la fixation, ce qui n'arrive pas après la fixation au liquide de Flemming.

Pour la fixation de l'interrénal le liquide de Flemming est tout particulièrement recommandable. Après son action, j'ai monté les coupes dans le baume, soit en conservant la matière teinte en noir, soit en la dissolvant au préalable par des essences. J'ai monté aussi un certain nombre de coupes dans la glycérine, afin de conserver d'une manière certaine la substance teinte en noir par l'osmium. Cette substance, bien que parfois très abondante, ne gêne pas pour l'interprétation des coupes, lorsque celles-ci sont suffisamment minces et aussi lorsqu'on peut contrôler les résultats qu'elles donnent à l'aide de coupes voisines de la série montées sur d'autres lames et dans lesquelles la substance noire a été dissoute. Les meilleures colorations après l'emploi du liquide de Flemming sont : 1° la safranine, le violet de gentiane et l'orange ; 2° la safranine et le vert lumière ; 3° la safranine différenciée par l'acide picrique en solution alcoolique très étendue, ce qui permet de conduire très graduellement la différenciation, que l'on arrête ensuite au point voulu par un lavage à l'alcool pur.

Après le liquide de Zenker, on peut employer avec succès l'héma-

téine et l'éosine, et surtout l'hématoxyline au fer qui donne aussi d'excellents résultats avec toutes les autres fixations, sauf le liquide de Flemming, à cause de la teinte noire accusée que présentent déjà les préparations.

Le liquide de Tellyesniczki donne aussi d'assez bons résultats, et il permet notamment de faire ensuite la recherche des variations de chromaticité des noyaux, suivant la méthode de Rabl.

STRUCTURE

Les corps interrénaux présentent une capsule connective mince n'envoyant pas de septa ni de travées à l'intérieur du corps ; puis une substance propre avec de nombreux vaisseaux capillaires sanguins, quelques nerfs et même quelques cellules nerveuses ganglionnaires rares, sur lesquelles nous reviendrons.

La capsule conjonctive est extrêmement mince là où le corps est libre et non accolé à un organe voisin. Dans ce dernier cas, en effet, sa capsule s'unissant à celle de l'organe en question, il est assez difficile de la limiter et de voir ce qui lui appartient en propre. Cette capsule n'émet absolument aucune travée connective ni aucune cloison dans l'intérieur du corps interrénal ; du moins en est-il ainsi dans la plupart des espèces de petite taille (*Scyllium*, *Acanthias*, *Mustelus*, etc.....) et à interrénal allongé en cordons. Il en est de même aussi lorsque le corps est globuleux et ramassé sur lui-même, comme chez *Squatina*, *Trygon*, *Torpedo*, *Myliobatis*, etc.

Pourtant chez quelques espèces de grande taille, telles que *Carcharias glaucus*, *Zygæna malleus*, le corps interrénal renferme dans son épaisseur une sorte d'axe connectif formé par une quantité variable de tissu fibreux entourant quelques vaisseaux assez volumineux et notamment des artères munies d'une tunique musculaire, autour desquelles se disposent des veines assez larges. Ces dernières toutefois ne possèdent pas de tunique musculaire. Quelquefois des veines venues des organes voisins rampent à sa surface sur une certaine étendue ; mais ainsi que je l'ai dit plus haut elles ne lui forment jamais une capsule veineuse propre, comme nous l'avons vu pour les suprarénaux.

En dehors de ces cas et de quelques autres analogues qu'on pourrait signaler dans d'autres espèces, l'interrénal ne renferme ni tissu conjonctif, ni vaisseaux artériels proprement dits. En effet ses

artères, qui lui arrivent par sa surface, se transforment, dès qu'elles abordent sa substance, en vaisseaux capillaires qui circulent entre les cordons d'éléments interrénaux.

La substance propre est disposée en cordons allongés ou en îlots arrondis qui se continuent les uns avec les autres en formant un lacis inextricable, dans les mailles duquel circulent les vaisseaux capillaires sanguins (fig. 10, Pl. IV); ces cordons sont constitués par des cellules épithéliales régulières, à bords nets et bien distincts, munies chacune d'un noyau. La disposition de ces cordons a été étudiée par Diamare [96, p. 9] qui en distingue deux types principaux: les cordons vrais allongés (Squales) et les vésicules pleines (Raies). Cette division n'est pas absolument exacte et il faut tenir grand compte, pour apprécier la disposition des cellules épithéliales en cordon ou en vésicules, de l'état de vacuité ou de plénitude des vaisseaux. En effet, lorsque ces derniers sont dilatés, les groupes épithéliaux entre lesquels ils courent, beaucoup mieux isolés les uns des autres, prennent la forme de vésicules ou de nodules assez distincts. Lorsque les vaisseaux sont au contraire vides et que leurs parois sont affaissées, l'aspect général est moins nodulaire et passe plus facilement à celui de rangées cellulaires ou de cordons.

Examinons de plus près la constitution de ces cordons ou de ces travées de cellules épithéliales. Pour cela les préparations faites après le liquide de Flemming fournissent d'excellents objets d'étude. On voit que les cordons de cellules épithéliales sont limités par des lignes nettes, teintes en vert après le vert lumière, en jaune orange après l'orange, en rouge par l'éosine. On considère en général ces lignes comme répondant à l'endothélium des vaisseaux sanguins, et de fait cet endothélium s'applique si étroitement contre les travées cellulaires qu'il est difficile de voir si celles-ci possèdent véritablement une paroi propre.

En observant des coupes faites chez *Centrina vulpecula* après le liquide de Flemming, j'ai pu voir des figures qui ne laissent subsister aucun doute à ce sujet, et qui montrent clairement l'existence d'une *membrane propre*, en dehors de l'endothélium. En effet, si l'on examine les cordons cellulaires situés immédiatement en dedans de l'enveloppe connective de l'organe et en contact avec cette dernière, c'est-à-dire dans les points où ces cordons ne sont pas séparés de l'enveloppe par des vaisseaux sanguins, on peut voir par places et plus nettement encore au niveau des points où la rangée

des cellules a été partiellement détachée de la membrane sur laquelle elle repose, l'enveloppe connective doublée en dedans par une ligne très mince, réfrigente, se colorant d'une manière un peu plus forte que le tissu conjonctif, et qui n'est autre chose que la membrane d'enveloppe (fig. 18, Pl. VI). Dans la coloration par la safranine et le vert lumière cette membrane se teint en vert olive très distinct du vert clair que prend le tissu conjonctif. On la voit parfois aussi détachée de la face interne de l'enveloppe connective, former une série de petits plis au niveau desquels son existence ne peut laisser de doute. Lorsqu'on l'a ainsi aperçue dans des points où elle ne peut être confondue avec l'endothélium vasculaire, puisque celui-ci n'existe pas, on sait aisément la retrouver ailleurs, notamment dans les espèces où les cellules sont bien développées et où les cordons qu'elles forment sont assez volumineux comme chez *Myliobatis, Centrina.*

Cette membrane propre forme par places des cloisons de refend qui pénètrent à une certaine profondeur dans les cordons cellulaires et les découpent plus ou moins régulièrement, de telle façon que ces cordons semblent quelquefois dédoublés sur une partie de leur longueur et constituer des sortes d'U, qui peuvent se continuer à leurs deux extrémités avec d'autres U renversés et former ainsi des travées entrelacées en zigzag d'une façon très remarquable, comme cela se voit par exemple chez *Centrina.*

On peut trouver aussi un amas de cellules épithéliales formant sur la coupe un cercle ou un ovale d'assez grande taille, entouré de toutes parts par la membrane propre doublée de l'endothélium vasculaire, et présentant en son milieu une ligne de refend n'atteignant nulle part son contour. Cette disposition très fréquente chez le Myliobate (fig. 22, Pl. VII) s'explique très aisément lorsqu'on connaît ce mode de cloisonnement secondaire, tandis qu'il ne se comprend pas si l'on ne tient compte que des vaisseaux pour établir les limites des cordons. On verra du reste plus loin quel rôle jouent les vaisseaux, conjointement avec les cloisons de refend formées par la membrane propre, dans l'orientation des cordons épithéliaux.

Les cellules épithéliales sont assez régulièrement rangées au sein des travées limitées par leurs membranes propres et par les vaisseaux. Lorsque ces travées sont peu épaisses, elles sont formées simplement par une double rangée de cellules, ou plus exactement par une couronne régulière de cellules disposées en rayonnant

autour de l'axe de la travée. Lorsqu'on voit cette dernière sur une coupe bien perpendiculaire à son axe, elle a la forme d'un cercle, et les cellules disposées radialement, ont leur sommet au centre de ce cercle, leur base à la périphérie. Dans ce cas il n'est pas rare de trouver exactement au centre de la travée un petit espace vide formant une sorte de lumière glandulaire (*l*, fig. 22, Pl. VII), limitée par les bords internes des cellules épithéliales convergeant vers elles. Il ne s'agit pas à proprement parler d'une lumière glandulaire, car elle ne se poursuit pas régulièrement sur toute la longueur de la travée ou du cordon dans lequel elle est située. Il faut plutôt la considérer comme un petit vide artificiellement produit par la rétraction due à l'action des réactifs, et qui apparaît seulement là où il y a un centre commun à un certain nombre de cellules régulièrement rangées autour de lui. Dans ce cas, en effet, chaque cellule se rétractant d'une manière à peu près égale, il se produit une dislocation de ces cellules au niveau de leur point commun de convergence, qui donne lieu à la formation de cette pseudo-lumière. Si au lieu d'une convergence régulière autour d'un point il y a un entrelacement des extrémités des cellules, ou bien un mélange de parties cellulaires larges avec d'autres parties cellulaires effilées, la dislocation ne se fait plus de la même manière ni au même point, et il ne se forme pas de vide pouvant simuler une cavité glandulaire.

En tout cas ces sortes de petites lumières au sein des cordons ne sont pas rares. On les constate régulièrement dans les travées coupées perpendiculairement à leur axe, dans les pièces bien fixées, et elles ont une certaine importance, en ce qu'elles individualisent en quelque sorte la travée cellulaire dans laquelle elles existent en indiquant son centre et en établissant ses parois épithéliales. De plus, elles conduisent à la disposition qui existe dans les corps homologues des Téléostéens, par exemple chez l'Anguille, où, comme l'a montré Pettit [96, p. 90], on trouve une sorte de cavité ou de lumière glandulaire au centre des éléments de la capsule surrénale.

La forme des cellules varie naturellement d'après la situation qu'elles occupent au sein des cordons. Elle n'est pas la même suivant qu'elles appartiennent à la région moyenne d'un cordon de forme régulièrement cylindrique, ou bien qu'elles se trouvent aux points de passage des cordons les uns dans les autres, c'est-à-dire dans des sortes de carrefours épithéliaux occupés par un bien plus grand

nombre de strates cellulaires. Dans certains cas, et notamment chez *Acanthias vulgaris*, les cordons cellulaires se suivent aisément sur une assez grande longueur. Si les coupes passent bien par leur axe, les cellules prismatiques ou mieux pyramidales hautes, ont leurs noyaux exactement à la même hauteur, de telle sorte qu'ils forment une rangée régulière en dedans du bord de la travée indiquée par l'endothélium vasculaire. Lorsque cette disposition existe, elle donne lieu à des figures très remarquables qui frappent de prime abord et que je devais signaler, d'autant qu'elles se rencontrent chez un animal qu'il est facile de se procurer. Chez *Acanthias*, en effet, les cordons cellulaires offrent l'aspect de travées régulières, formées de deux rangs de cellules, et limitées suivant leur plus grande longueur par des vaisseaux sanguins, c'est-à-dire présentent la disposition typique des glandes vasculaires sanguines. Les transitions, qui existent chez l'*Acanthias* entre les cellules régulières et d'autres cellules simplement polygonales, de forme variable, transitions qu'il est très aisé de suivre avec toutes leurs modalités intermédiaires, indiquent bien que l'on n'a des formes régulières, qu'autant que la coupe passe par l'axe d'un cordon également régulier, et qu'il ne faut pas s'attendre à trouver partout dans le corps interrénal des cellules avec la même forme.

Mais à part ces variations de contour, le contenu de ces cellules est partout le même, au moins d'une manière générale. Par conséquent toutes les cellules de l'interrénal, quelle que soit leur forme extérieure qui s'adapte à la situation qu'elles occupent dans l'ensemble, sont de même espèce et de même valeur, lors même qu'elles ne sont pas toutes simultanément au même état fonctionnel. Il n'existe donc qu'une seule sorte de cellule interrénale.

Swale Vincent [97] a figuré (Pl. XIII, fig. 43) parmi les cellules des cordons, quelques éléments de même forme, mais présentant un protoplasma plus serré et plus colorable par les réactifs. Il a voulu en faire des sortes de croissants de Gianuzzi, comparables à ceux des glandes muqueuses. Mais ces cellules n'ont rien à faire avec de telles formations, ainsi que l'a fort justement fait observer Kohn [99, p. 292]. En effet, lors même que la différence de coloration indiquée par Swale Vincent [97, p. 67] aurait une valeur réelle, ce qui n'est pas, la comparaison des cordons glandulaires de l'interrénal avec l'épithélium secréteur d'une glande en grappe ne peut être soutenue. Mais en outre, la différence de colorabilité n'entraîne pas

une différence spécifique, car elle tient uniquement à la plus ou moins grande abondance d'une substance spéciale dans le protoplasma. Nous allons décrire cette substance en même temps que certains détails de structure du cytoplasme et des noyaux des cellules de l'interrénal. Cette étude fera l'objet d'un paragraphe spécial.

CYTOLOGIE

On sait que Leydig [52, p. 72] a décrit, il y a longtemps, dans les cellules de l'interrénal une matière grasse assez abondante. Balfour [85, p. 612], qui vit aussi cette substance, ne la considéra pas comme de la graisse. Chevrel [99, p. 33] parut se ranger à l'opinion de Balfour et admit que l'acide osmique ne la noircissait pas. Cette réaction, quoique s'opérant d'une façon un peu lente, est cependant très manifeste et a été signalée par Kohn [99, p. 292] qui, comme Leydig, trouva que les cellules de l'interrénal renfermaient de la graisse. C'est aussi l'opinion de Diamare [96, p. 10], qui fait fort justement observer à ce sujet que les cellules qui renferment les gouttelettes graisseuses sont des éléments épithéliaux actifs et n'ayant pas subi la dégénérescence adipeuse.

Comme on le voit, la question de la nature des gouttelettes incluses dans le protoplasma des cellules de l'interrénal a donné lieu à des controverses. Dans le but de la trancher, j'ai cru bon de ne pas m'en rapporter exclusivement aux réactions histochimiques, et j'ai tenu à avoir l'avis d'un chimiste sur ce sujet. M. Ville, professeur de chimie médicale à l'Université de Montpellier, a bien voulu rechercher la nature du contenu de ces cellules. Il résulte de ses analyses qu'il s'agit bien là, effectivement, d'une substance graisseuse (1). Je

(1) Voici la note qui nous a été communiquée à ce sujet par M. Ville, et M. Derrien son préparateur.

« Étant donné, la faible masse des organes mis en expérience, dont le poids à l'état frais ne représentait que quelques centigrammes nous avons opéré de la manière suivante:

Ces organes ont été mis en digestion, pendant 24 heures, à la température de 37° à 38°, avec deux ou trois centimètres cubes de suc gastrique artificiel. Le produit de cette digestion a été agité dans une boule à décantation avec de l'éther pur. Après décantation, la liqueur éthérée a donné, par évaporation, un faible résidu que l'on a traité par un peu d'éthylate de sodium pour saponifier les corps gras pouvant y exister. Le liquide résultant de cette opération, additionné de quelques centimètres

remercie vivement M. Ville des résultats qu'il m'a communiqués et qui mettront fin aux incertitudes que les travaux des histologistes avaient laissé planer sur la question.

Cette substance se présente dans le protoplasma cellulaire sous la forme de grains noirs, de dimensions très variables, depuis l'état de granulations extrêmement fines à peine visibles avec l'aide d'un objectif à immersion jusqu'à celui de gouttelettes graisseuses pouvant atteindre et même dépasser le volume du noyau (fig. 21, Pl. VII). Ces granulations siègent de préférence à la périphérie des cordons, de telle sorte que sur les coupes transversales ceux-ci paraissent limités par une écorce noire, tandis que leur centre, occupé par les noyaux qui s'y sont réfugiés, est en majeure partie clair, à cause de la présence de ces derniers et ne renferme que quelques granulations noires très fines.

Cette substance ne se trouve pas toujours en aussi grande quantité au sein de l'interrénal. Il y a des cas où elle est fort peu abondante. On peut la trouver aussi plus ou moins répandue dans les différents cordons d'une même coupe et aussi dans les différentes cellules d'un même cordon.

Lorsqu'on a fait disparaître cette substance par des lavages dans

cubes d'eau distillée, a été chauffé au bain-marie bouillant, et la liqueur filtrée, fortement acidulée par de l'acide chlorhydrique, a donné un louche très net, faisant place après quelque temps à un précipité très apparent ; ce précipité a disparu par agitation avec de l'éther pur, dans une boule à décantation.

Nous avons alors séparé, par décantation, la partie éthérée et la partie aqueuse de manière à étudier séparément ces deux liqueurs.

A. *Liqueur éthérée.* — La partie éthérée abandonnée à l'évaporation spontanée a donné un faible résidu formé, d'après l'examen microscopique, par de petites gouttelettes huileuses (*acide oléique*), des aiguilles dont certaines réunies en touffes (*acide palmitique*), et quelques minces lamelles (*acide stéarique ?*) le tout soluble dans une solution étendue et chaude de potasse caustique.

Les acides gras (*oléique, palmitique et stéarique*) ainsi mis en évidence ne pouvaient provenir que de la saponification de corps gras contenus dans les organes en question.

Cette saponification a du reste été également caractérisée par la présence d'une faible quantité de glycérine dans la partie aqueuse séparée par décantation de la partie éthérée.

B. *Liqueur aqueuse.* — En effet, cette partie aqueuse, évaporée dans l'air sec, au-dessus de l'acide sulfurique, a donné un faible résidu lequel chauffé avec du bisulfite de potassium, a laissé percevoir d'une manière très nette l'odeur caractéristique d'acroléine.

D'après ces essais nous pouvons conclure à la présence de corps gras dans les organes mis en expérience ».

les essences, la place qu'elle occupait dans le protoplasma est représentée par des vacuoles vides au sein de ce dernier. Les cellules qui renferment beaucoup de graisse et offrent par suite beaucoup de vacuoles, sont pauvres en protoplasme, claires et peu colorées, tandis que les cellules plus pauvres en substance graisseuse sont plus riches en protoplasme et plus colorables. C'est là ce qu'a vu Swale Vincent [97, p. 67], mais cette apparence ne peut pas faire conclure à l'existence de deux cellules spécifiquement distinctes. Dans les cellules ainsi privées de leur graisse, j'ai vu quelquefois, et notamment chez *Zygæna malleus*, dans l'épaisseur des travées protoplasmiques séparant les vacuoles, de petits grains ou même de petites boules colorables par la safranine et en nombre variable (fig. 13, Pl. V). Chacun de ces grains est placé au sein d'une vacuole claire, très peu développée. Leurs dimensions sont extrêmement variables et vont depuis celles d'une granulation protoplasmique à peine visible, jusqu'à celle de petites boules mesurant au moins 2 ou 3 μ d'épaisseur. Ces grains ou ces boules sont certainement des produits de sécrétion. Mais il m'a été impossible pour le moment de déterminer exactement leur rôle et leur valeur.

Les noyaux des cellules de l'interrénal sont de forme régulière, arrondie, pourvus de fines granulations chromatiques et d'un nucléole arrondi placé un peu en dehors du centre. Ces noyaux présentent toutefois des différences assez considérables entre eux, suivant l'état de la cellule dans laquelle ils sont placés. Les noyaux régulièrement arrondis dont il a été parlé ci-dessus se rencontrent en général dans les cellules peu chargées de granulations graisseuses. Au contraire, dans les cellules qui renferment de la graisse les noyaux sont plus volumineux, à contours irréguliers comme lobés et même parfois pourvus d'incisures profondes qui paraissent devoir les diviser en deux. Ces modifications de la forme extérieure qui sont extrêmement remarquables sont-elles l'indice du rôle du noyau dans la production de la matière grasse sécrétée ? Cela est fort possible, et il se peut que ces incisures ou ces lobulations du noyau soient destinées à augmenter sa surface et à multiplier ainsi ses points de contact avec le protoplasma. Cette idée, au sujet d'une disposition connue il y a déjà longtemps (Nicolas [92, p. 592]), a été reprise depuis par divers auteurs et notamment par Cl. Regaud [01, p. 301] qui interprète de cette façon les incisures profondes

qu'il a observées sur le noyau des cellules de Sertoli dans le testicule.

Simultanément avec ces changements de forme, on observe dans le noyau des variations marquées dans la chromaticité. Ainsi on peut remarquer que des noyaux qui prennent mal l'hématéine se colorent au contraire intensément par la safranine, en faisant agir cette coloration après la précédente (coloration de Rabl) Toutefois dans certains cas cette variation de la chromaticité ne paraît pas correspondre à un simple stade de l'évolution des cellules pendant le cours de leur fonctionnement, car elle est beaucoup trop prononcée et trop uniformément répandue sur toute l'étendue de l'interrénal. Comme dans ce dernier il y a toujours un certain nombre de cellules à des états de charge divers, si le changement de chromaticité correspondait rigoureusement à un stade défini de la sécrétion, on devrait trouver des variations assez grandes à ce point de vue entre les divers noyaux d'une même coupe. Or il n'en est rien et c'est d'une manière générale que les noyaux se colorent tantôt par la safranine, tantôt par l'hématéine. Cette variation de chromaticité doit donc tenir à une cause générale agissant à la fois sur tout l'interrénal. Elle existe du reste réellement et n'est pas due à une faute de technique, car les organes voisins, qui sont compris dans la même section et qui ont subi comme l'interrénal l'action des mêmes réactifs, ne la présentent pas de la même manière. Ainsi dans le rein on trouve toujours des cellules à noyau hématéiphile en grande abondance, et disséminées entre elles, çà et là, quelques cellules à noyau safranophile, dont la chromatine se présente à des états très divers, jusqu'à former une masse diffuse donnant à toute l'étendue du noyau une coloration rouge, intense, uniforme. Dans ce cas, il est certain que cette variation individuelle du noyau des cellules peut correspondre à un état fonctionnel particulier, comme l'ont signalé, pour divers épithéliums glandulaires, plusieurs auteurs, parmi lesquels je me contenterai de citer Henry [1900, p. 275] et Regaud [02, p. 20]. Mais on comprend qu'il ne peut en être ainsi pour l'interrénal, et il faut rechercher sous quelle influence cette variation de chromaticité se produit.

Dans ce but, j'ai dressé le tableau exact de l'état où se trouvaient les animaux dont j'ai examiné l'interrénal au point de vue de leur fonction sexuelle, ainsi que je l'avais fait pour le suprarénal, mais je n'ai pu arriver à établir aucune concordance entre l'état de la

chromaticité et celui de l'activité ou de repos des éléments sexuels. Il y a même lieu de remarquer que l'on trouve parfois dans une même coupe un suprarénal dont tous les noyaux épithéliaux sont safranophiles, tandis que tous ceux de l'interrénal sont hématéiphiles et que ceux des tubes du rein placés au voisinage présentent à la fois et en proportions diverses ces deux états.

Les expériences que j'ai tenté de faire avec la pilocarpine ne m'ont rien donné de particulier à ce point de vue. Je suis donc obligé de signaler simplement cette variation curieuse dans la composition du noyau sans l'interpréter.

Il est à peine utile de faire remarquer qu'attachant une grande importance à la détermination précise de la cause de ces phénomènes nucléaires, je me suis mis pour les observer dans les meilleures conditions possibles, c'est-à-dire que les pièces ont été prises sur des animaux vivants, observés en aquarium et gardés dans les grands bacs de la station de Cette, après les injections de pilocarpine qui leur étaient faites. Les fixations étaient obtenues à l'aide du liquide de Zenker ou de Tellyesniczky, et, en même temps que les colorations destinées à montrer l'action de l'hématéine et celle de la safranine, j'ai toujours fait sur un certain nombre de coupes les colorations de contrôle avec les procédés indiqués plus haut (1).

On trouve souvent deux ou quelquefois trois noyaux dans quelques cellules de l'interrénal. Ces noyaux dérivent-ils de divisions directes? C'est possible, car en outre des incisures qui ont été signalées plus haut, on aperçoit souvent sur certains noyaux une division en deux moitiés à peu près égales par une sorte de cloison formée par la membrane nucléaire, de telle sorte que l'on pourrait considérer ces figures comme représentant un stade de préparation à une division amitotique.

Mais il peut exister des divisions indirectes par caryocinèse dans l'interrénal. J'en ai rencontré à diverses reprises quelques cas rares et isolés, c'est-à-dire représentés par une seule figure de division au milieu d'un cordon ; mais dans un autre cas, observé il

(1) Les variations de chromaticité s'observent en réalité après la plupart des réactifs fixateurs et colorants, notamment après le liquide de Flemming et les colorations que l'on emploie d'habitude après l'action de ce fixateur. Mais le meilleur moyen de mettre ces variations en évidence est certainement la méthode de Rabl. C'est pour cela que je ne fais allusion ici qu'à cette dernière.

est vrai à la suite d'injection de pilocarpine, les mitoses se sont montrées beaucoup plus fréquentes, et en différents points de la coupe on pouvait voir toutes les cellules d'un cordon à divers états de division indirecte et formant comme de petits nids de cellules en voie de reproduction par ce procédé. Cette multiplication est-elle produite à la suite de l'action de la pilocarpine ; c'est possible. Mais il ne faut pas oublier qu'on peut en rencontrer des exemples, beaucoup plus rares à la vérité, chez des individus parfaitement normaux.

VAISSEAUX

Le réseau vasculaire est extrêmement riche dans le corps interrénal et présente une disposition particulière, caractéristique de ce corps. Les artères lui arrivent par la périphérie et le pénètrent rarement comme telles, c'est-à-dire en gardant leur tunique musculaire dans l'épaisseur du corps. En effet, les cas où l'on trouve au centre de l'organe une ou plusieurs petites artères entourées de tissu conjonctif ne font pas exception à cette loi, en ce sens que cette masse centrale connectivo-vasculaire peut être considérée comme une introflexion de la capsule connective des corps, et dès que les vaisseaux pénètrent entre les éléments de la substance propre de l'organe, ils perdent leur tunique musculaire et se réduisent à l'état de capillaires. Il y a donc là une opposition assez marquée avec les corps suprarénaux, qui se développent toujours autour d'une artère parfaitement caractérisée.

La fig. 17, Pl. VI, qui représente un corps interrénal de *Scyllium catulus* injecté au bleu de Prusse, permet de se rendre compte de la disposition des vaisseaux. On voit le long du bord inférieur courir un petit vaisseau longitudinal qui est une artériole *a.i.r.* et qui est masqué sur une partie de son trajet par un gros tronc veineux *v*. Cette artériole émet des branches, qui pénètrent bientôt dans le corps en se ramifiant et en s'anastomosant à l'infini. Le réseau formé par les capillaires est un réseau serré, à mailles petites, quadrilatères, avec les angles arrondis qui reflètent bien la forme des cordons épithéliaux de l'organe coupés en travers. De plus, il est facile de voir que certains capillaires poursuivent sur une certaine longueur un trajet principal bien distinct malgré les anastomoses contractées à leur périphérie et dessinent ainsi des

figures allongées, répondant aux bords des cordons épithéliaux sur une grande partie de leur longueur. En un mot, on reconnaît par la disposition des vaisseaux l'indication de la distribution des cordons épithéliaux, qui se montrent, on le sait, longés sur leurs côtés par des vaisseaux capillaires qui les suivent sur une grande longueur. Sur leur trajet, ces vaisseaux émettent des branches anastomotiques transversales qui enserrent les cordons dans des cercles capillaires successifs formant des sortes de mailles quadrilatères ou mieux arrondies, que l'on voit en nombre de points.

L'opposition est ici très grande entre ces vaisseaux et ceux des suprarénaux. Tandis que ces derniers sont flexueux, en S, et parcourent d'assez longs trajets sans s'anastomoser entre eux, les capillaires de l'interrénal ne présentent sur leur parcours, même lorsqu'ils ont une certaine longueur, que des ondulations peu marquées et s'anastomosent très fréquemment.

Çà et là, au sein du corps interrénal, on voit apparaître des capillaires de dimension plus grande. Ce sont les voies éfférentes qui se constituent, ce sont les racines des veines. Ces dernières forment des troncs assez volumineux, placés en général au centre du cordon formé par l'interrénal et qu'ils suivent sur une certaine longueur. Puis de distance en distance le tronc veineux central s'infléchit, abandonne l'axe du corps et se dirige obliquement vers la périphérie (*v*, *v*, fig. 17, Pl. IV). Arrivé là il se jette rapidement, après un court trajet, dans la veine cardinale correspondante ; il n'y a jamais à la périphérie de l'interrénal de capsule veineuse comparable à celle que l'on rencontre autour des suprarénaux.

Par les injections au nitrate d'argent on voit très nettement l'endothélium vasculaire appliqué immédiatement contre les cordons épithéliaux. Les contours des cellules endothéliales sont très nettement marqués, au moins dans la plupart des points ; et en multipliant les observations de façon à éliminer les cas où il existe çà et là quelque irrégularités dans l'imprégnation, on se convainct aisément qu'il existe partout un endothélium vasculaire bien net. La forme des cellules endothéliales est en général celle d'un polygone allongé dans le sens de l'axe du vaisseau. Leurs contours peuvent être parfois festonnés, mais cela tient uniquement à la rétraction que les cellules ont subi lorsque les parois du capillaire sont revenues sur elles-mêmes.

NERFS

Les auteurs ont signalé la présence de quelques filets nerveux très grêles accompagnant les vaisseaux de l'interrénal (DIAMARE, 96, p. 10). J'ai trouvé également sur des coupes, au milieu des cordons épithéliaux de cet organe, quelques rares cellules ganglionnaires sympathiques disséminées. Ces cellules ganglionnaires, en petit nombre, sont volumineuses, bien distinctes, et entourées de leur enveloppe endothéliale très reconnaissable à ses noyaux. La présence de ces cellules n'a rien qui doive étonner; elle se rattache à une loi générale, et les éléments nerveux que nous venons de signaler sont tout simplement comparables aux élémentsde même nature que l'on rencontre disséminés sous la forme de tout petits ganglions microscopiques au sein des différents organes *(ganglions interstitiels)*. Par conséquent les interrénaux ont avec le système nerveux des rapports moins étroits que les suprarénaux. Nous avons vu que ces derniers sont très souvent accolés à des ganglions du sympathique et que quelques-uns d'entre eux (ceux qui forment le corps axillaire) sont intimément mêlés à la substance du ganglion. Il n'y a jamais rien de pareil pour les interrénaux, dans la constitution desquels les éléments nerveux ne jouent qu'un rôle très faible et ne se rencontrent qu'à l'état disséminé.

La recherche des terminaisons nerveuses dans l'interrénal est entourée de grandes difficultés. En effet, si on emploie la méthode de Golgi-Cajal, les cordons épithéliaux sont trop fortement colorés en noir par l'osmium pour qu'on puisse suivre des fibres nerveuses terminales à leur intérieur. A l'aide de cette méthode, j'ai vu souvent des filets nerveux partis de fibres superficielles issues elles-mêmes d'un ganglion sympathique voisin, pénétrer dans l'intérieur du corps interrénal. On peut suivre ces fibres sur une certaine longueur, tant qu'elles longent les vaisseaux qui apparaissent en plus clair au milieu des cordons foncés ; mais il est impossible de voir si elles pénètrent dans les cordons épithéliaux et comment elles se terminent.

La méthode de Bethe donne des résultats meilleurs, bien que non entièrement satisfaisants cependant. En effet, pour une raison qui en est restée inconnue, peut-être à cause de la présence de la graisse, le bleu de méthylène pénètre mal dans le corps interrénal

et n'imprègne jamais que les fibres les plus superficielles, même dans les préparations où le corps suprarénal voisin, traité par la même méthode et dans la même pièce, offre un contraste marqué entre sa richesse en nerfs et la pauvreté de l'interrénal en fibres nerveuses.

Néanmoins dans la partie la plus superficielle imprégnée par le bleu, on peut suivre des fibres nerveuses qui courent principalement le long des vaisseaux. Ce sont les fibres vasculaires qu'a signalées Diamare [96, p. 10]. On en voit partir à certains endroits des rameaux plus fins, très grêles, qui pénètrent dans l'épaisseur des cordons épithéliaux. Mais il m'a été impossible de les suivre jusqu'à leur terminaison, et je ne puis qu'affirmer leur présence indubitable au milieu des travées épithéliales, sans pouvoir dire comment ils se terminent.

APPENDICE BIBLIOGRAPHIQUE

Les premières notions histologiques sur l'interrénal sont dues à Leydig [52]. Pour cet auteur ce corps présente la même structure chez les différents genres qu'il a étudiés *(Scymnus, Torpedo, Raja)*; sa substance principale consiste en des molécules graisseuses qui lui donnent sa couleur blanche ou jaune d'ocre, et au milieu de cette substance on observe des noyaux clairs, vésiculeux, librement plongés dans son intérieur. Cette structure conduisit Leydig à comparer ces organes au corps graisseux des Amphibiens (p. 72). Dans le mémoire paru l'année suivante, Leydig [53] ne donne aucun détail histologique nouveau sur la structure de ces corps.

Balfour [78, p. 245] fait une description du corps interrénal bien supérieure à celle de Leydig. Il lui décrit une capsule propre et épaisse qui envoie à l'intérieur des septa divisant le corps en lobules. Ces lobules sont remplis de cellules polygonales qui forment le parenchyme. Les noyaux de ces cellules sont très granuleux et les septa sont parcourus par un très riche réseau capillaire. Les cellules de l'interrénal sont plus petites que celles des suprarénaux, mais leurs noyaux sont au contraire un peu plus grands. A la suite de ses premiers travaux, Balfour [78, p. 245] avait adopté la première manière de voir de Leydig [52, p. 72], c'est-à-dire que le corps jaune d'ocre (son interrénal) n'avait rien de

commun avec un organe surrénal. Mais plus tard [81, p. 138] il embrassa tout à fait la seconde manière de voir de LEYDIG [53, p. 14] et dans son *Traité d'embryologie comparée* [p. 613] il admit que le corps impair d'origine mésoblastique (interrénal) des Elasmobranches correspond à la portion corticale des capsules surrénales des Vertébrés supérieurs. On remarquera que BALFOUR [78, p. 244] considérait le corps interrénal comme toujours impair chez les Elasmobranches, ce qui n'est pas absolument vrai (voy. p. 109) De plus, dans son Traité, parlant de la constitution histologique de l'interrénal, il fait mention de globules huileux qui remplissent les cellules à l'état frais et « disparaissent d'une manière complète par les méthodes ordinaires de durcissement ». Ces globules huileux répondent évidemment aux gouttelettes de graisse décrites par LEYDIG [52, p. 72]. Mais BALFOUR [81, p. 612] ajoute en note, que ces globules ne sont probablement pas « formés de substance graisseuse proprement dite ».

CHEVREL [89] ne paraît pas avoir étudié l'interrénal, à l'aide de méthodes histologiques bien convenables, car il nie les contours cellulaires que BALFOUR [78, p. 245] avait décrits exactement et il attribue les lignes de contour des cellules au stroma conjonctif du corps (p. 34). S'appuyant sur cette notion erronée de la structure, il compare les cellules de l'interrénal avec celles des suprarénaux ; et la différence entre ces deux corps ne réside pour lui que dans la grandeur des noyaux, qui sont plus considérables dans l'interrénal, et dans l'absence de globules clairs dans le suprarénal. Ces globules clairs, qui donnent à l'interrénal sa teinte particulière ne sont pas non plus pour CHEVREL des globules de graisse, car : 1° ils n'en ont pas la réfringence ; 2° l'acide osmique ne les noircit pas ; 3° l'éther ne les dissout pas (p. 33). On a vu plus haut, par l'analyse chimique, qu'il s'agit pourtant bien de graisse.

DIAMARE [96] a donné une bonne étude histologique de l'interrénal. Il a bien vu que les cellules avaient des contours nets, qu'elles se réunissaient entre elles pour former des cordons ou des utricules pleines. Il a montré l'extrême importance des vaisseaux et il a justement attribué le prétendu réticulum connectif de CHEVREL à un défaut de fixation (p. 9). Il insiste du reste sur la nécessité d'examiner ces corps aussi frais que possible. Il a vu les granulations graisseuses des cellules, mais il indique qu'elles ne remplissent pas entièrement le corps de la cellule, lequel reste un

élément épithélial actif et n'est pas dégénéré en une cellule adipeuse (p. 10).

Swale Vincent [97] décrit à l'interrénal une structure alvéolaire et un protoplasma granuleux. Les limites cellulaires sont souvent bien apparentes. Les alvéoles sont disposées dans certains cas comme des rayons autour de larges veines ou de sinus veineux. Dans certaines alvéoles il trouve des cellules qui lui paraissent rappeler les croissants en demi-lunes des glandes muqueuses des Mammifères. Ces cellules, on l'a vu, n'existent pas. Elles répondent simplement à des différences individuelles corrélatives à des états particuliers de fonctionnement. Les cellules sont assez volumineuses ; elles ont de 30 à 50 μ (p. 66-68).

Kohn [99] donne une bonne description de la structure de l'interrénal. Il décrit exactement la capsule conjonctive, il fait remarquer qu'elle est délicate, que les lobulisations n'existent pas à proprement parler, mais qu'il y a des encoches superficielles produites par du tissu conjonctif accompagnant les vaisseaux (p. 291). Il insiste sur le caractère franchement épithélial des cellules et nie l'existence des croissants de Swale Vincent. Il fait remarquer que les gouttelettes graisseuses sont fixées par les mélanges osmiques, mais qu'après d'autres réactifs elles disparaissent laissant à leur place dans le protoplasma des vacuoles claires (p. 293).

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS.

Les organes surrénaux sont représentés chez les Plagiostomes par deux sortes de corps distincts : 1° des corps pairs, primitivement métamériques, siégeant sur les artères segmentaires et accolés aux ganglions sympathiques, les *corps suprarénaux* (Balfour) ; 2° des corps sans relations avec les artères segmentaires et les ganglions sympathiques, siégeant à peu près sur la ligne médiane en avant de l'aorte, souvent pairs, mais asymétriquement placés, d'autres fois réunis en un seul cordon impair et médian : ce sont là les *corps interrénaux* (corps interrénal de Balfour).

Les corps suprarénaux se rencontrent dans toute la longueur de la cavité abdominale. D'après leur disposition chez les Squales on peut les considérer comme typiquement métamériques, mais chez les différentes espèces leur nombre et leur position sont réglés par le nombre des artères segmentaires. Là où ces artères se répètent régulièrement dans chaque segment (*Acanthias*, *Mustelus*, *Galeus*), le nombre des corps suprarénaux est le plus élevé et il y en a autant de paires qu'il y a de segments dans la cavité abdominale. Si le nombre des paires de corps suprarénaux est un peu moindre que celui des segments, la règle ci-dessus n'est pas cependant infirmée, car le corps suprarénal axillaire, compté pour un seulement, est toujours formé par la fusion de plusieurs corps.

Lorsque les artères de deux segments consécutifs naissent sur l'aorte d'une seule branche, les corps suprarénaux placés à leur niveau tendent à se fusionner et se fusionnent souvent. De là résulte une certaine irrégularité dans le nombre et dans la disposition de ces corps. Cette irrégularité est d'autant plus frappante parfois que la disposition des artères n'est pas toujours la même à droite et à gauche de la ligne médiane et que par suite il y a une asymétrie plus ou moins marquée entre des corps de la même paire (*Centrina*).

Dans les espèces où les artères segmentaires sont peu nombreuses et irrégulièrement distribuées (Raies), les corps suprarénaux sont eux-mêmes fort irréguliers et présentent des fusions parfois très étendues qui rendent difficile la détermination de leur nombre exact.

Les corps suprarénaux sont constitués par une enveloppe conjonctive très délicate, par une substance propre et par des vaisseaux. La

substance propre est formée de cellules spéciales, que l'on peut appeler *cellules suprarénales*, ou avec Kohn *cellules chromaffines* en raison de la forte coloration brune qu'elles prennent dans les sels de chrome. Ces cellules sont de nature épithéliale, c'est-à-dire que leur mode de groupement est absolument celui des épitheliums. En effet, les cellules sont toutes au contact les unes des autres, sans interposition d'aucune substance fibrillaire, contrairement à ce qu'ont cru la plupart des auteurs. Les groupements secondaires en lobules, que l'on a décrits dans les corps suprarénaux, sont déterminés uniquement par la présence des vaisseaux capillaires qui, passant et repassant sans cesse dans l'épaisseur de la substance propre, partagent celle-ci en cordons ou en îlots se continuant du reste les uns avec les autres, mais qui ne sont nullement des lobules distincts isolables par la dissociation.

Les cellules chromaffines qui constituent la substance propre peuvent se présenter sous des aspects assez différents dans l'étendue d'une même coupe ; mais il est facile de voir que ces différences tiennent uniquement à des modifications temporaires des cellules qui peuvent passer par les stades suivants : 1° l'état de cellule chromaffine typique ; 2° l'état de cellule vacuolisée et dont le corps protoplasmique privé d'une partie de son contenu est plissé et revenu sur lui-même.

Les cellules chromaffines typiques ont des formes multiples, tenant à leur situation dans l'ensemble du corps suprarénal, à l'état des cellules voisines, à la présence et à l'état de plénitude ou de vacuité des vaisseaux. Elles renferment des granulations très fines, pâles, peu réfringentes, qui existent sur le vivant, et que l'on peut mettre en liberté dans le liquide des préparations en dilacérant des corps suprarénaux frais. Ces granulations se colorent vivement par l'acide osmique et par les sels de chrome. Elles sont bien fixées par la plupart des réactifs et ainsi conservées dans les coupes, elles se colorent énergiquement par certaines matières colorantes (voy. p. 78). A côté des cellules chromaffines typiques on en trouve toujours qui renferment de grandes vacuoles claires. Lorsque ces dernières se multiplient, la substance chromaffine disparaît en entier et la cellule n'apparaît plus formée que par un ensemble de travées protoplasmiques grêles lui donnant un aspect filamenteux. C'est cette disposition, exagérée parfois par l'action de mauvais fixateurs, qui a fait croire à la présence d'une

substance fondamentale fibrillaire disposée entre les cellules.

Les nerfs qui pénètrent dans les corps suprarénaux se terminent sur les cellules chromaffines comme ils le font au niveau des cellules épithéliales glandulaires.

Des cellules chromaffines ont été signalées par différents auteurs dans le voisinage immédiat du sympathique. Leur structure, les réactions de leurs granulations caractéristiques n'ont pas été très étudiées cytologiquement jusqu'ici et on n'a pas montré, comme je l'ai fait pour les Plagiostomes, leurs rapports essentiels avec les vaisseaux et leurs variations de structure. Il y aura lieu de poursuivre leur comparaison avec les cellules des corps suprarénaux (1).

Les interrénaux ne sont pas en rapport immédiat avec les artères segmentaires et contrairement à ce qui arrive pour les suprarénaux, ils ne sont aucunement influencés par la distribution et par le nombre de ces dernières. Ils n'offrent pas non plus de rapports importants avec les ganglions sympathiques.

D'après les recherches de VAN WIJHE, les interrénaux proviennent d'ébauches paires métamériques s'étendant aussi loin en avant que le mésonéphros. Leur disposition à l'état adulte, telle que nous l'avons décrite, montre qu'ils gardent beaucoup moins que les suprarénaux des traces de cette constitution primitive.

Leur structure est beaucoup plus facile à étudier que celle des suprarénaux. Ils sont formés de cordons cellulaires pleins, anastomosés les uns avec les autres de mille manières, de façon à faire un tout indissociable. Entre ces cordons circulent des vaisseaux capillaires sanguins très nombreux qui contractent des relations très étroites avec les cellules épithéliales. Ces dernières, de forme variable, mais plus régulières cependant que les cellules du suprarénal, renferment de grosses gouttes d'une substance graisseuse, qui se teint en noir par l'acide osmique et par ses mélanges, mais qui ne résiste pas, en général, à l'action des différents réactifs employés pendant la confection des coupes et leur coloration. Ces gouttes disparaissent en laissant à leur place des vacuoles claires arrondies.

(1) Ces conclusions étaient écrites avant l'apparition du mémoire de KOHN [02]. On verra en se rapportant à la note p. 6, que ce travail répond en partie au désidératum formulé ici, en ce sens qu'il a examiné les cellules chromaffines dans nombre d'organes des Vertébrés supérieurs ; mais il n'a pas étudié la cytologie de ces cellules, n'a pas décrit les grains chromaffines comme je l'ai fait, et n'a fourni aucune contribution nouvelle à l'anatomie fine des suprarénaux des Sélaciens.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1900*a*. Aichel, O. — Vorläufige Mitteilung über die Nebennierenentwickelung der Säuger. *Anat. Anz.*, Bd. XVII, 1900.

1900*b*. Aichel, O. — Vergleichende Entwickelungsgesch. u. Stammesgesch. der Nebenniere. Ueber ein neues normales Organ des Menschen u. der Saügethiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LVI, 1900.

1900*c*. Aichel, O. — Eine Antwort auf die Angriffe des Herrn prof. Swale Vincent in London. *Anat. Anz.*, Bd. XVIII, 1900.

98. Alezais. — Contribution à l'étude de la capsule surrénale du Cobaye. *Arch. de Physiol. norm. et path.*, 1898.

78. Balfour, F.-M. — A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London, 1878.

81. Balfour, F.-M. — Entwickelung der Nebennieren. *Biol. Centralbl.*, Bd. I, 1881-1882.

85. Balfour, F.-M. — Traité d'embryologie et d'organogénie comparées. Trad. Robin et Mocquard, T. II, 1885.

49. Béraud. — *Mém. de la Soc. de Biol.*, 1849 (cité d'après Chevrel).

99. Bouin, M. et Bouin, P. — Développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées. *Arch. d'Anat. micr.*, T. II, 1899.

89. Chevrel, R. — Sur l'anatomie du système nerveux grand sympathique des Elasmobranches et des Poissons osseux. *Th. Fac. des Sc. Paris*, 1889.

95. Diamare, V. — I corpuscoli surrenali di Stannius ed i corpi del cavo addominale dei Teleostei. *Bollet. Soc. naturaliste in Napoli*, Vol. IX, 1895.

96. Diamare, V. — Ricerche intorno all'organo interrenale degli Elasmobranchi ed ai corpuscoli di Stannius dei Teleostei, contributo alla morfologia delle capsule surrenali. *Mem. matem-fis. della soc. ital. della scienze*. Série III, T. X. Roma 1896.

99. Diamare, V. — Sulla morfologia delle capsule surrenali. *Anat. Anz.*, Bd. XV, 1899.

02. Diamare, V. — Sulla costituzione dei gangli simpatici negli Elasmobranchi e sulla morfologia dei nidi cellulari del simpatico in generale. *Anat. Anz.*, Bd. XX, 1902.

89. Duval, M. — Atlas d'embryologie. Paris, 1889.

37. Duvernoy, G.-L. — Note sur deux bulbes artériels faisant les fonctions de cœurs accessoires qui se voient dans les artères innominées de la Chimère arctique. *Ann. des Sc. Nat.*, Série II, T. VIII, 1837.

47. Ecker, A. — Recherches sur la structure intime des corps surrénaux chez l'Homme et dans les quatre classes d'animaux. *Ann. des Sc. Nat.*, Série III, T. VIII, 1847.

91. Fusari, R. — Sulla terminazione delle fibre nervoso nelle capsule surrenali dei mammiferi. Estr. dagli *Atti della R. Accad. delle scienze di Torino*, vol. XXVI, 1891.

99. Garnier, Ch. — Contribution à l'étude des glandes séreuses. *Th. fac. de Med. Nancy*, 1899.

98. Giacomini, E. — Sopra la fine struttura delle capsule surrenali degli anfibii. *Atti della R. Accad. dei Fisiocritici in Sciena*, 1898 (cité d'après Diamare [02]).

35. Giltay. — De nervo sympathico. Lugdunæ Batavorum, 1835 (cité d'après Chevrel [89]).

83. Gottschau. — Struktur u. embryonale Entwickelung der Nebennieren *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1883.

02*a*. Grynfeltt, E. — Vascularisation des corps surrénaux chez le *Scyllium*. *C. R. Soc. de Biol.*, 1902. (Voy. aussi *C. R. Acad. des Sc.*, 10 février 1902).

02*b*. Grynfeltt, E. — Les corps suprarénaux chez quelques Squales et leurs rapports avec le système artériel. *IVe Congrès de l'Association des anatomistes*. Montpellier, 1902.

01. Guieysse, A. — La capsule surrénale du cobaye. *Th. fac. Med. Paris*, 1901.

1900. Guitel, F. — Sur les néphrostomes et les canaux segmentaires de quelques Sélaciens. *Arch. de Zool. exper.*, 1900.

1900. Henry. — Étude histologique sur la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les Vertébrés supérieurs. *Arch. d'Anat. microscopique*, T. III, 1900.

97. Huot, E. — Sur les capsules surrénales, les reins, le tissu lymphoïde des Poissons lophobranches. *C. R. Acad. des Sc.*, T. CXXIV, 1897.

. Hyrtl, J. — Das arterielle Gefäss-system der Rochen. *Denkschr. d. R. Akad. der Wissenschf.* Wien, Bd. XV, 1858.

59. Jourdain. — Recherches sur la veine porte rénale. *Ann. des Sc. Nat.*, IVe Série, T. XII, 1859.

98. Kohn, A. — Ueber die Nebenniere. *Prag. med. Wochenschr.*, Jahrg. XIII, 1898.

99. Kohn, A. — Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntniss der Morphologie der Wirbelthiernebenniere im Allgemeinen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LIII, 1899.

98. Kose, W. — Ueber das Vorkommen « Chromaffiner Zellen » im Sympathicus des Menschen u. Säugethiere. *Prag. Jahrg.*, 1898 (cité d'après Kohn [99].

01. Laguesse, E. — Sur la structure du Pancréas chez quelques Ophidiens et particulièrement sur les îlots endocrines. *Arch. d'Anat. Micr.*, T. IV, 1901.

51. Leydig, F. — Anatomie u. Histologie der Chimæra monstrosa. *Müller's Archiv.*, 1851.

52. Leydig, F. — Beiträge zur mikrosk. Anatomie u. Entwickelungsgesch. der Rochen u. Haie. Leipzig, 1852.

53. Leydig, F. — Untersuchungen über Fische u. Reptilien. Berlin, 1853.

02. Loisel, G. — Sur l'origine du testicule, et sur sa nature glandulaire. *C. R. Soc. Biol.*, 1902.

86. Mayer, P. — Die unpaare Flossen der Selachier. *Mitt. an der zool. Stat. zu Neapel.* Bd. VI, 1886.

88. Mayer P. — Ueber Eigenthümlichkeiten in den Kreislaufsorgan der Selachier. *Mitt. an der zool. Stat. zu Neapel*, Bd VIII, 1888.

72. Mayer, Sigmund. — Beobachtungen u. Reflexionen über den Bau u. Verrichtungen des sympath. Nervensystems. *Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien.* Bd LXVI, Abth. III, 1872.

75. Meier F. — Beitrag zur Anat. des Urogenitalsystem der Selachier *Sitzungsb. d. natur. Gesellschaft in Leipzig*, 1875.

92. Nicolas. — Les spermatogonies chez la Salamandre d'hiver. *C. R. Soc. Biol.*, T. IV, 1892.

86. Parker, T. J. — On the Blood Vessels of Mustelus antarcticus. *Phil. Transact. of the Roy. Soc. of London*, Vol. CLXXVII, 1886.

96. Pettit, A. — Recherches sur les capsules surrénales. *Th. Fac. des Sc. Paris*, 1896.

90. Raffaele, F. — Sullo spostamento post embrionale della cavita addominale nei Teleostei. *Mitth. an der zool. Stat. zu Neapel*, Bd IX, 1890.

01. Regaud, Cl. — Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. *Arch. d'Anat. microscopique,* T. IV, 1901.

02. Regaud, Cl. — Sur les variations de chromaticité des noyaux dans les cellules à fonction sécrétoire. *C. R. Soc. Biol.* 1902.

37. Remak. — Ueber ein selbständiges Darmnervensystens, 1837.

95. Renaut, J. — Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du neurone de Waldeyer. *Bull. de l'Acad. de Médecine,* 1895.

97. Renaut, J. — Traité d'Histologie, T. II, 1897.

19. Retzius. — Obs. in anatomiam chondropterygiorum. Lundæ, 1819.

97. Schneider, G. — Ueber die Niere u. die Abdominalporen von Squatina angelus. *Anat. Anz.*, Bd. XIII, 1897.

94. Schœnlein et Wilhelm. — Bull. scient. de la France et de la Belgique, T. XXVI, 1894.

75. Semper, C. — Das Urogenitalsystem der Plagiostomen u. seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. *Arb. aus dem zool.-zoot. Inst. in Würzburg,* Bd. II, 1875.

90. Smirnow, A. — Die Struktur der Nervenzellen im Sympathicus der Amphibien. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXV, 1890.

39. Stannius, H. — Ueber Nebennieren in Knochenfischen. *Müller's Archiv.*, 1839.

46. Stannius, H. — Lehrbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Berlin, 1846.

49. Stannius, H. — Das peripherische Nervensystem der Fische. Berlin, 1849.

54. Stannius, H. Handbuch der Zootomie der Fische u. Amphibien. Berlin, 1854.

90. Stilling, H. — A propos de quelques expériences nouvelles sur la maladie d'Addison. *Rev. de Méd.*, 1890.

92. Stilling, H. — Du ganglion intercarotidien. *Recueil inaugural de l'Université de Lausanne,* 1892.

98. Stilling, H. — Die Chromophilen Zellen u. Körperchen des Sympathicus. *Anat. Anz.*, Bd. XV, 1898.

35. Swan. — Illustrations of the comparative Anatomie of the nervous system. London, 1835 (cité d'après Chevrel [89]).

42. Valentin, G. — Ueber d. centrale Nervensystem u. die Nebenherzen der Chimæra monstrosa. *Müller's Archiv.*, 1842.

92. Vialleton, L. — Développement des aortes chez l'embryon de Poulet. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, T. XXVIII, 1892.

99. Vialleton, L. — Précis de technique histologique, 1899.

02*a*. Vialleton, L. — Caractères lymphatiques de certaines veines chez quelques Squales. *C. R. Soc. de Biol.*, 1902.

97*a*. Vincent, Swale. — On the Morphology and Physiology on the supra renal capsules in Fishes. *Anat. Anz.*, Bd XIII, 1897.

97*b*. Vincent, Swale. — Contribution to the comparative Anatomy and Histology of the suprarenal capsules. *Transac. zool. Soc. London*, Vol. XIV, Part. III, 1897.

97*c*. Vincent, Swale. — The comparative Physiology of the suprarenal capsules. *Proc. roy. Soc. London*, vol. LXI, 1897.

1900. Vincent, Swale. — The carotid gland of mammalia and its relation to the suprarenal capsule, with some remarks upon internal secretion, and the phylogeny of the latter organ. *Anat. Anz.*, Bd XVIII, 1900.

89. Wijhe, van J.W. — Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes, u. die Entwickelung des Excretionssystem bei Selachiern. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXXIII, 1889.

ADDENDUM.

Travaux ayant paru depuis que le manuscrit de cette thèse a été déposé :

02*c*. Grynfeltt, E. — Distribution des corps suprarénaux des Plagiostomes. *C. R. Acad. des Sc.*, 11 août 1902.

02*d*. Grynfeltt, E. — Structure des corps suprarénaux des Plagiostomes. *C. R. Acad. des Sc.*, 25 août 1902.

02*e*. Grynfeltt, E. — Sur le corps interrénal des Plagiostomes. *C. R. Acad. des Sc.*, 8 septembre 1902.

02. Kohn, A. — Chromaffine Zellen ; chromaffine Organe ; Paraganglien. *Prager medicin.-Wochenschr.*, Jahrg.-XXVII, 1902.

02*b*. Vialleton, L. — Les lymphatiques du tube digestif de la Torpille. *Arch. d'Anat. Micr.*, T. V, 1902.

LES ANCÊTRES DES MOSASAURIENS

PAR

LOUIS DOLLO,

CONSERVATEUR AU MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE, A BRUXELLES.

I. — Dans un travail qui vient de paraître (1), M. le baron FRANZ NOPCSA junior, de Szacsal (Hátszeg), en Transylvanie, imprime les conclusions suivantes :

« Was *wir* (2) aus der Gesammtheit *unserer* (2) Betrachtungen sicher feststellen können, ist also Folgendes :

1. Die *Pythonomorpha* stammen von den *Aigialosauridæ*.

2. Die *Aigialosauridæ* zeigen bereits Anpassungserscheinungen an aquatische Lebensweise (Bau des Fusses).

3. *Aigialosauridæ* und *Varanidæ* haben gemeinsame (jurassische) Ahnen, die als terrestrische Reptilien den *Varaniden* sehr ähnlich gebaut gewesen sein müssen. »

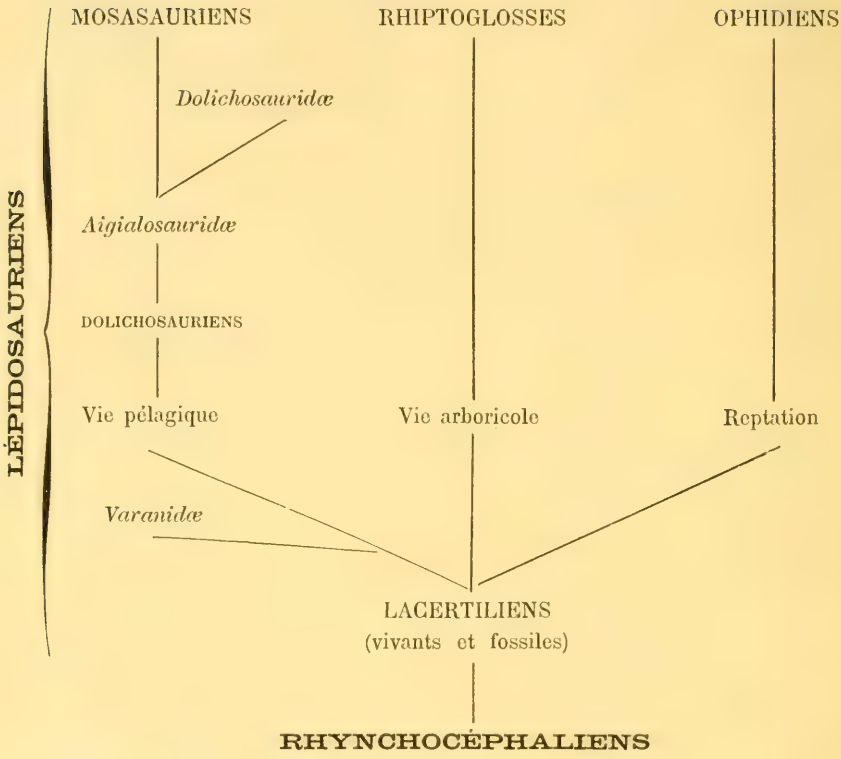
II. — Si M. NOPCSA veut bien se reporter à mon mémoire de 1892 sur les Mosasauriens (3), — *qu'il ne cite pas*, — il pourra se convaincre que *ses* résultats se trouvent déjà dans ma publication

(1) F. NOPCSA. *Ueber die Varanus-artigen Lacerten Istriens*. BEITRÄGE ZUR PALÄONTOLOGIE UND GEOLOGIE OESTERREICH-UNGARNS UND DES ORIENTS, 1903, vol. XV, p. 41.

(2) Ces italiques sont de moi (L. D.).

(3) L. DOLLO. *Nouvelle Note sur l'ostéologie des Mosasauriens*, BULL. SOC. BELG. GÉOL. PALÉONT. ET HYDR. (Bruxelles), 1892, vol. VI, pp. 219-259, pl. III et IV.

1. D'abord, sous cette forme (1) :



2. Et puis, encore autrement, dans une discussion de huit pages (2), dont je me bornerai à reproduire les passages ci-après :

« Je crois donc que les Dolichosauriens à long cou (*Dolichosauridæ*, — Crétacé supérieur) sont des types spécialisés, qui se sont éteints sans subir aucune transformation ultérieure ; tandis que les

(1) L. Dollo. *Nouvelle Note*, etc. p. 259.
(2) L. Dollo. *Nouvelle Note*, etc. pp. 251-259.

Dolichosauriens à cou normal (*Aigialosauridæ*, — Crétacé inférieur) ont, notamment, donné naissance aux Mosasauriens (Crétacé supérieur) (1). »

« Et je ne considère même les Mosasauriens que comme descendant des *Aigialosauridæ*, les *Dolichosauridæ* ne constituant qu'un rameau latéral sans aucune connexion génétique avec les gigantesques Lépidosauriens pélagiques (2). »

III. — Je suis assurément charmé de voir M. Nopcsa arriver, aussi, à *mes* conclusions, mais, puisque ce n'est que *dix ans* après moi, je ne saurais regarder son travail que comme une *confirmation* du mien, — que le naturaliste hongrois aurait dû, par conséquent, mentionner.

IV. — J'ajouterai, en terminant, que je suis d'autant plus étonné de l'omission qui m'a fait prendre la plume, — que ma *Nouvelle Note* est contenue dans un recueil facilement accessible, — qu'un grand nombre de tirages à part en ont, de plus, été distribués, — et qu'enfin, M. S. W. Williston, Professeur à l'Université de Chicago, la signale, et en donne un extrait, dans son ouvrage *Mosasaurs* (3), qui figure dans l'index bibliographique de M. Nopcsa (4).

Rapprochant ces diverses circonstances, je ne puis m'empêcher de penser que M. le Baron a agi, en cette occasion, avec une certaine légèreté.

Bruxelles, le 27 janvier 1903.

(1) L. Dollo. *Nouvelle Note*, etc., p. 254.

(2) L. Dollo. *Nouvelle Note*, etc., p. 255.

(3) S. W. Williston. *Mosasaurs*. The University Geological Survey of Kansas, 1898, vol. IV, pp. 98 et 99.

(4) F. Nopcsa. *Ueber die Varanus-artigen Lacerten*, etc., p. 42.

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR LES GALLES DE TIGES :

PLEUROCÉCIDIES

PAR

C. HOUARD,

Préparateur a la Faculté des Sciences de l'Université de Paris.

INTRODUCTION

« L'histoire pathologique d'une plante est inscrite dans ses tissus. La structure d'un arbre séculaire nous dit quelles influences pernicieuses il a subies à diverses époques ».

P. Vuillemin.

On désigne depuis fort longtemps sous le nom de *galle* toute excroissance produite par un parasite animal sur un végétal.

Pour Malpighi ce mot avait un sens très net et en même temps très général. Mais il fut pris par les savants, depuis Réaumur jusqu'à Lacaze-Duthiers, dans un sens trop restreint puisque ceux-ci désignèrent sous le nom de *galles* les productions parasitaires complètement closes et, sous le nom de *galloïdes* ou *fausses galles*, les excroissances ouvertes. De plus, aucun terme n'existait pour désigner les renflements déterminés par des champignons sur les végétaux.

C'est pourquoi, il y a une trentaine d'années, le professeur Friedrich Thomas [73] *, envisageant seulement la réaction de

* Les chiffres entre crochets renvoient à l'Index bibliographique, page 413.

l'hôte dans cette sorte d'association parasitaire, créa le terme de *cécidie*, qu'il définit ainsi : *toute production végétale anormale, accompagnée de formation de tissu nouveau, déterminée par la réaction de la plante à l'irritation parasitaire* (1).

Il en résulte que la cécidie est nettement caractérisée par l'apparition de tissus végétaux nouveaux se produisant sous l'influence du parasite, et que, par suite, la plante doit être active dans l'association, c'est-à-dire capable de réagir.

Selon que le parasite est un animal ou un végétal, on distingue les cécidies en *zoocécidies* et en *phytocécidies*.

*
* *

L'étude des cécidies, tant au point de vue du parasite (animal ou végétal) qu'au point de vue de leur morphologie externe, a déjà fait l'objet de nombreux mémoires, surtout dans la dernière moitié du XIXe siècle. Je rappellerai seulement la grande part qu'y ont prise des savants tels que G. Frauenfeld, Fr. Thomas, Fr. Löw, Schlechtendal, Mik, Adler, J. Giraud, Perris, etc.

De même, l'étude anatomique des déformations produites par les parasites sur leurs hôtes végétaux n'a pas été négligée et a donné lieu à de nombreux travaux. Je citerai ceux de Wakker et Fenzling concernant les Mycocécidies ; ceux de Lacaze-Duthiers, Prillieux, Courchet sur les galles des Hyménoptères et des Pucerons ; le beau mémoire de Beijerinck sur les premiers stades du développement des galles de Cynipides. D'autre part, Molliard a étudié les cécidies florales, Fockeu quelques cécidies foliaires, et, enfin, Hieronymus, Paszlavsky, Frank, Massalongo, Kruch, Appel, Küster, Weisse et Gerber ont publié quelques renseignements anatomiques peu étendus.

*
* *

Une cécidie étant le résultat de la réaction de la plante hôte à l'action du parasite, j'ai cherché à mettre en évidence cette réaction

(1) Thomas s'exprime ainsi : « Ein *Cecidium* nenne ich jede durch einen Parasiten veranlasste Bildungsabweichung der Pflanze. Das Wort Bildung ist in dieser Erklärung zugleich im Sinne des Processes (also activ), nicht nur seines Resultates zu nehmen..... Zur Natur... gehört die active Theilnahme der Pflanze, die Reaction derselben gegen den erfahrenen Reiz. » (p. 513-514).

dans les *zoocécidies* et, pour cela, j'ai choisi des déformations présentant un axe de symétrie ou un plan de symétrie bien net.

Les galles des tiges chez lesquelles la cavité larvaire est située à l'intérieur de la moelle, c'est-à-dire à peu de chose près dans l'axe du cylindre central, me semblaient d'avance très avantageuses pour ce genre de recherches ; il en était de même pour les cécidies produisant une saillie latérale et qui, déjà à l'extérieur, présentent nettement un plan de symétrie.

J'ai donc étendu mes investigations anatomiques à toutes les déformations dans lesquelles la longueur des entre-nœuds n'est pas altérée et qui constituent les *galles latérales des tiges* ou *pleurocécidies caulinaires* ; par contre, j'ai laissé de côté toutes celles qui, situés à l'extrémité des tiges, proviennent de la déformation du bourgeon terminal et du raccourcissement des premiers entre-nœuds et qu'on groupe sous le nom de *galles terminales des tiges* ou *acrocécidies caulinaires*.

Dans cette étude, j'ai insisté tout particulièrement sur ce fait que la plupart des tissus gallaires dérivent de tissus normaux par hypertrophie (simple augmentation de la taille des cellules) et hyperplasie (cloisonnement des cellules) ou bien proviennent du fonctionnement d'assises génératrices normales ; enfin, j'ai fait remarquer que certaines déformations peuvent accentuer les caractères normaux, par exemple ceux des pôles ligneux.

J'ai eu l'occasion de rencontrer dans l'étude de ces galles de nombreuses productions de tissus cicatriciels autour des blessures, des piqûres, des cavités larvaires, etc. et d'ajouter à ce qu'on savait déjà sur ce sujet.

Incidemment, mes recherches ont porté aussi sur quelques pétioles dont l'étude ne pouvait être séparée de celle de la tige : il était intéressant d'y suivre également l'action des parasites animaux.

D'autre part, j'ai été conduit à étudier l'influence des galles sur la ramification, influence si considérable parfois que le port de la plante peut en être complètement modifié. Ce côté de la question m'a semblé particulièrement intéressant, et m'a paru comporter des conséquences pratiques importantes.

Tels sont les problèmes que je me suis posé pour les cécidies caulinaires sur lesquelles nous ne possédons, à ces divers points de vue, aucun travail méthodique d'ensemble. Les quelques études anatomiques qui ont été publiées jusqu'à présent sont très peu

détaillées et nullement reliées entre elles ; j'ai eu grand soin, du reste, de les rappeler en tête de chaque chapitre.

*
* *

Il est tout naturel de penser, comme nous le démontrent suffisamment les observations les plus simples de morphologie externe, que la forme de la cécidie est en relation avec la position de l'animal cécidogène par rapport aux tissus environnants et par rapport aussi à ceux qui entrent dans la constitution de la cécidie.

C'est ce qui m'amène, dans cette étude des pleurocécidies caulinaires, à envisager les différents cas où le parasite est situé à l'extérieur de la tige, dans l'écorce, dans l'anneau libéro-ligneux ou bien dans la moelle : d'où les *quatre premiers chapitres* de ce travail, qui sont suivis chacun des caractères généraux offerts par leurs cécidies. Dans un *cinquième chapitre*, je résume l'influence de l'action parasitaire sur les différents tissus de la tige ; enfin, dans les *Conclusions générales*, je groupe les faits observés en insistant tout particulièrement sur les rapports qui existent entre la tige et la cécidie, sur la façon dont la nutrition du parasite est assurée et sur la cicatrisation de la blessure après le départ de l'animal ou la chute de la galle.

Mon travail se divise par suite de la manière suivante :

CHAPITRE I. — *Cécidies caulinaires latérales produites par un parasite situé contre l'épiderme.*

CHAPITRE II. — *Cécidies caulinaires latérales produites par un parasite situé dans l'écorce.*

CHAPITRE III. — *Cécidies caulinaires latérales produites par un parasite situé dans les formations secondaires libéro-ligneuses.*

CHAPITRE IV. — *Cécidies caulinaires produites par un parasite situé dans la moelle.*

CHAPITRE V. — *Résumé général des modifications apportées par les galles aux tissus des tiges.*

CHAPITRE VI. — *Résumé général des relations existant entre les tiges, les pleurocécidies caulinaires et les parasites.*

*
* *

Je n'ai étudié dans ce travail, au point de vue anatomique, qu'un nombre restreint de cécidies caulinaires. Mais j'espère cependant qu'il permettra d'entrevoir combien de faits intéressants seront mis à jour par l'étude plus complète des Zoocécidies. Il vient affirmer, en outre, comme l'a si bien dit M. Alfred Giard dans la Préface du *Catalogue systématique des Zoocécidies de l'Europe et du Bassin méditerranéen*, que « la Cécidologie est un grand chapitre de tératologie expérimentale, mais d'une tératologie qui se relie intimement à la morphologie normale, grâce à la constance des processus tératologiques déterminés par un même parasite cécidogène ».

*
* *

Je me fais un devoir, en terminant cette Introduction, d'exprimer à mes chers Maîtres, MM. Gaston Bonnier et Alfred Giard, Professeurs à la Sorbonne, l'expression de toute ma reconnaissance pour leurs conseils si éclairés et pour l'excellent accueil qu'ils m'ont toujours fait au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau ou à la Station zoologique de Wimereux.

Je ne veux pas oublier non plus de remercier le Conseil Municipal de Paris et le Conseil de l'Université de Paris dont les concours généreux m'ont grandement facilité la récolte des échantillons étudiés et permis les nombreuses figures de ce travail.

Enfin, je dois ajouter que MM. Massalongo, Pierre, Tavares, H. du Buysson, Darboux, Molliard, Delacroix et Buchet ont bien voulu me donner quelques pleurocécidies intéressantes recueillies en Italie, en Portugal ou dans les diverses régions de la France : que tous ces amis reçoivent ici mes meilleurs remerciements.

Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Paris.

15 janvier 1903.

CHAPITRE PREMIER

CÉCIDIES CAULINAIRES LATÉRALES PRODUITES PAR UN PARASITE SITUÉ CONTRE L'ÉPIDERME.

Les exemples de déformations de tiges produites par des parasites animaux, en contact seulement avec l'épiderme, sont assez nombreux. Beaucoup de ces cécidies ont fait autrefois l'objet des travaux de systématique de Bosc d'Antic et de Wagner et, plus récemment, de D. von Schlechtendal, Fr. Thomas, Massalongo, P. Marchal, Rübsaamen et Kieffer.

Il est bon de rappeler que l'altération de la tige sous l'influence d'un parasite externe est rarement localisée à l'épiderme, comme c'est le cas pour les pilosités produites par des *Tarsonemus*, par exemple ; le plus souvent, la plupart des tissus de la tige prennent part à la déformation. Ce sont ces dernières productions qui feront l'objet de ce chapitre.

La structure anatomique des cécidies produites par un parasite externe est peu connue : Prillieux [53] a étudié le développement de la galle chevelue des tiges du *Poa nemoralis* Ehrh. que Beijerinck [85] a repris beaucoup plus tard et approfondi, surtout dans son paragraphe 4 « Anfang der Entwicklung der Poaegalle » (p. 321, Pl. III, fig. 12, 13, 14). Le premier Auteur a également cherché, dans deux autres Mémoires [75, 81], quelles sont les altérations que le Puceron lanigère *(Myzoxylus laniger* Hausm.) produit dans le bois du Pommier. Les renflements fusiformes déterminés par l'*Asterolecanium Massalongoianum* Targ.-Toz. sur les tiges et les pétioles du Lierre ont fait l'objet d'une courte description anatomique de la part du savant zoologiste de Lacaze-Duthiers [53, p. 347-348], reprise plus tard par C. Massalongo [93]. Enfin, tout dernièrement, l'abbé Pierre [02] a donné quelques renseignements histologiques sur le renflement allongé qu'un autre Coccide produit sur la tige du *Teucrium Scorodonia* L.

L'acarocécidie du *Stipa pennata* a été esquissée rapidement par Massalongo [97] et Winkler [78] a étudié en quelques lignes l'anatomie des galles de l'Épicea.

Hedera Helix L.

Cécidie produite par l'*Asterolecanium Massalongoianum* Targ.-Toz.

La cécidie déterminée par ce Coccide est surtout répandue en Italie et dans le midi de la France ; mes échantillons proviennent des environs de Ferrare.

C'est sur le limbe de la feuille que se fixent le plus souvent les parasites, et ils y produisent de nombreuses bosselettes. Le pétiole réagit vivement lui aussi à l'action du parasite : il offre de petits renflements dont l'épaisseur atteint deux ou trois fois le diamètre normal et qui peuvent confluer. Enfin, la tige présente, mais plus rarement pourtant, de semblables renflements fusiformes, à la surface desquels se voient les Coccides.

Etudions les modifications anatomiques qu'entraînent ces déformations, et, pour cela, comparons les sections transversales faites sur une tige et un pétiole parasités aux sections correspondantes pratiquées sur les organes sains, ayant le même âge.

1° Galle de la tige.

Structure de la tige normale. — La tige normale représentée en N (fig. 2) a sensiblement 2, 2 mm. de diamètre. L'épiderme *ép* (en N, fig. 4) possède des parois épaisses. L'écorce est très large et occupe presque le tiers du rayon ; elle est différenciée dans sa partie externe en un périderme *pér* possédant trois ou quatre cloisons en moyenne, puis en un collenchyme épais *co* formé de cellules à parois peu épaisses (2 μ), arrondies, serrées les unes contre les autres et dont les dimensions ne dépassent pas 35 μ. Plus à l'intérieur, l'écorce comprend un parenchyme chlorophyllien *cl*, fortement lacuneux.

Les faisceaux libéro-ligneux sont réunis entre eux par du parenchyme secondaire et constituent un anneau vasculaire continu ; le bois secondaire *bs* comprend une dizaine d'assises. Enfin, en face des faisceaux, la zone périmédullaire *pm* a fortement lignifié et épaissi ses cellules. La moelle et l'écorce contiennent de petits canaux sécréteurs *cs* un peu aplatis tangentiellement et dont le diamètre est de 50 μ environ ; les cellules de la moelle *m* sont irrégulières,

de taille ne dépassant pas 75 μ, à parois minces et à petits noyaux ; elles sont bourrées de gros grains d'amidon *am*.

Structure de la tige anormale. — L'examen à un faible grossissement de la section transversale de la galle, pratiquée au milieu du renflement fusiforme dont le diamètre est 3,5 mm. (A, fig. 3), montre de suite de profonds changements dans la structure interne.

La coupe présente deux moitiés bien dissemblables. Celle qui est située à l'opposé du parasite; c'est-à-dire en *flb*, est parfaitement circulaire et régulière ; elle possède la structure normale avec des éléments plus nombreux et plus gros ; la régularité de ses faisceaux libéro-ligneux n'est pas altérée et leur dimension radiale est simplement le double de la dimension normale.

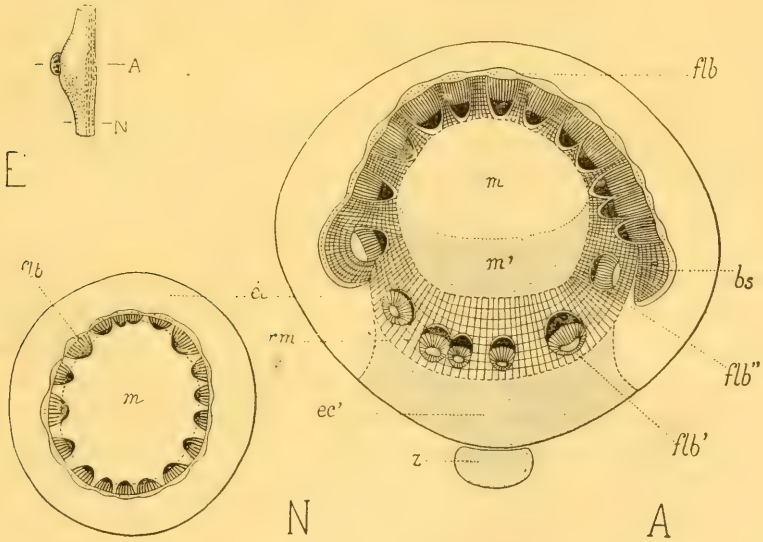


Fig. 1 (E). — Vue extérieure de la galle de la tige de Lierre (gr. 1,3).

Fig. 2 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).

Fig. 3 (A). — Schéma de la coupe transversale de la tige anormale (gr. 15).

flb, flb', flb', faisceaux libéro-ligneux ; *bs*, bois secondaire ; *rm*, rayon médullaire ; *éc, éc'*, écorce ; *m, m'*, moelle ; *z*, Coccide.

La moitié de la tige en contact avec le Coccide *z* a, au contraire, un contour irrégulier, une écorce *éc'* très développée et surtout des formations secondaires énormes (en *flb'*) ; les faisceaux libéro-

ligneux de toute cette région sont encore groupés sensiblement en un demi-cercle, mais ils sont isolés les uns des autres et noyés dans le parenchyme ligneux qui a envahi une partie de la moelle et une partie de l'écorce.

La région de raccord entre les deux moitiés de la tige est caractérisée par de gros amas, allongés tangentiellement, de parenchyme ligneux secondaire régulier *bs* qui déborde sur le parenchyme ligneux altéré.

En somme, la présence du parasite contre l'épiderme de la tige amène une hyperplasie considérable de tous les tissus environnants. Ces tissus ne peuvent se développer que du côté de l'animal, puisque la région opposée, peu déformée et résistante, joue le rôle de point d'appui : il en résulte que les tissus gallaires se développent symétriquement par rapport à un plan déterminé par la génératrice médiane de la région *flb* non déformée et par le parasite *z* ; ce plan passe aussi par l'axe de la tige.

Il est facile de se rendre compte de la profonde modification apportée par les succions réitérées du Coccide à l'anneau vasculaire, en étudiant des déformations très jeunes. Ce sont les cellules corticales les plus proches du parasite qui sont les premières influencées ; elles s'allongent dans des directions radiales par rapport à l'animal et se cloisonnent ensuite perpendiculairement ; la propagation de ce cloisonnement se fait peu à peu de chaque côté du plan de symétrie et gagne enfin la région opposée. Au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la région *flb'* pour rejoindre celle marquée *flb* on trouve les cellules cloisonnées de plus en plus espacées.

Cette active multiplication cellulaire se fait sentir aussitôt dans la zone libéro-ligneuse située en face de l'animal et qu'il influence directement. Par le cloisonnement rapide et par l'hypertrophie de leurs cellules, les rayons médullaires *rm* s'élargissent tangentiellement et s'allongent radialement ; leurs cellules épaississent et lignifient leurs parois qui sont munies de grandes ponctuations. En même temps, l'excitation gagne la partie périphérique inférieure *m'* de la moelle, dont les cellules augmentent considérablement de diamètre et peuvent atteindre 140 μ ; la plupart prennent des cloisons de direction tangentielle par rapport au parasite. Les noyaux de ces cellules médullaires sont devenus sphériques, volumineux (17 μ) et ils sont entourés par de nombreux grains d'amidon très petits

(1 à 2 μ). Seules, les cellules médullaires situées au voisinage des

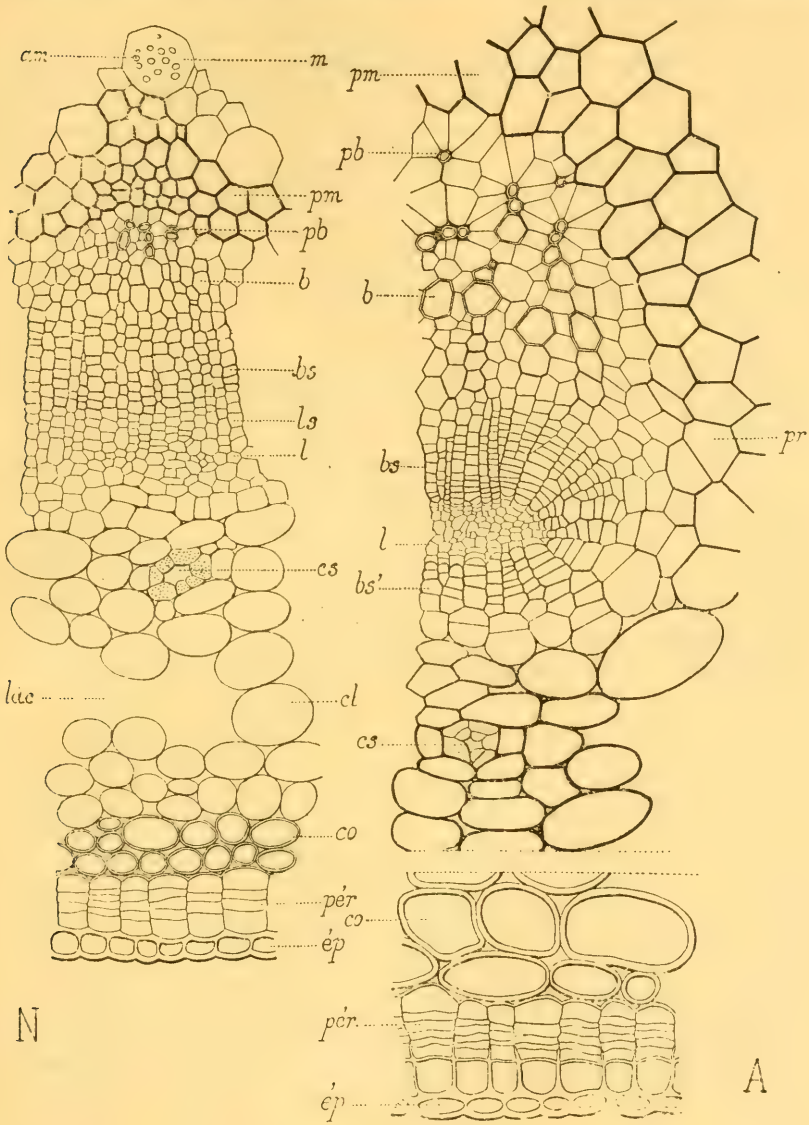


Fig. 4 (N). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 2 (gr. 150).
Fig. 5 (A). — Partie correspondante de la cécidie de la tige (gr. 150).

pb, pôle ligneux ; *b*, *bs*, bois primaire et secondaire ; *l*, *ls*, liber primaire et secondaire ; *bs'*, bois secondaire anormal ; *cs*, canal sécréteur ; *co*, collenchyme ; *pér*, périderme ; *ép*, épiderme ; *cl*, tissu chlorophyllien ; *lac*, lacune ; *pr*, parenchyme ; *pm*, zone périmédullaire ; *m*, moelle ; *am*, amidon.

faisceaux possèdent des grains d'amidon ; elles en avaient toutes dans la tige normale.

L'hyperplasie des rayons médullaires de la région *flb'* a non seulement détruit l'assise génératrice interne entre les faisceaux, mais encore empêché son fonctionnement normal dans les faisceaux. En même temps que cette assise produit du bois secondaire *bs* (en A, fig. 5) et un peu de liber secondaire, elle donne naissance, à l'extérieur de chaque faisceau libérien, à une couche continue de bois secondaire *bs'* qui finit d'envelopper le liber. Les faisceaux libéro-ligneux deviennent ainsi cylindriques.

Les altérations considérables que subissent l'écorce et surtout l'anneau libéro-ligneux au voisinage du parasite ont une certaine répercussion sur les autres tissus. C'est ainsi que les canaux sécréteurs *cs* sont composés ici de cellules irrégulières, à parois épaisses, lignifiées et ponctuées, comme celles qui les entourent. Le tissu lacuneux chlorophyllien a disparu et les cellules du collenchyme anormal *co* ont acquis des parois très épaisses (jusqu'à 9 μ), ainsi que de grands diamètres (115 μ parfois). Les formations subéro-phellodermiques anormales *pér* possèdent un nombre beaucoup plus grand de cloisons et des files cellulaires de tailles variables.

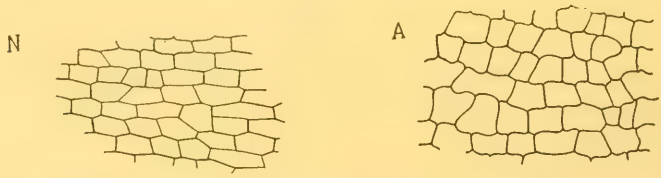


Fig. 6 (N). — Épiderme de la tige normale de Lierre (gr. 150).
Fig. 7 (A). — Épiderme de la cécidie de la même plante (gr. 150).

Enfin, l'épiderme *ép* lui-même est altéré : obligé de suivre l'accroissement en volume des tissus internes, il a élargi et cloisonné ses cellules, dont les contours sont devenus plus sinueux (comparer les figures 6 et 7).

2° Galle du pétiole.

Les modifications que présente le pétiole attaqué par l'*Asterolecanium Massalongoianum* sont absolument indentiques à celles

de la tige. Le Coccide se fixe le plus souvent à la face supérieure du pétiole, dans le sillon largement ouvert que limitent les deux petites ailes latérales ; ses piqûres et sa succion produisent bientôt une forte hyperplasie et l'apparition d'un renflement fusiforme de 3 mm. de diamètre (E_1, fig. 8).

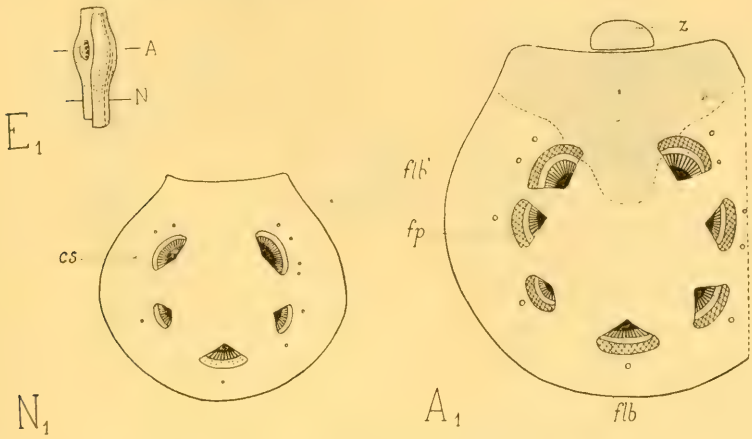


Fig. 8 (E_1). — Vue extérieure de la galle du pétiole de Lierre (gr. 1, 3).
Fig. 9 (N_1). — Coupe transversale schématique du pétiole sain (gr. 15).
Fig. 10 (A_1). — Coupe transversale schématique du pétiole parasité (gr. 15).
flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *cs*, canal sécréteur ; *fp*, fibres péricycliques ; *z*, Coccide.

Une coupe transversale pratiquée au niveau de la larve (A_1, fig. 10) possède un contour un peu irrégulier ; le sillon pétiolaire est moins net que dans l'organe sain, souvent même convexe en son milieu, ce qui indique une active multiplication cellulaire. En effet, à droite et à gauche de cette région, les cellules corticales présentent des cloisonnements, d'abord très nombreux, mais qui vont en diminuant au fur et à mesure qu'on s'éloigne du parasite ; toujours ces cloisons sont perpendiculaires à la direction d'allongement des cellules, allongement qui s'est fait parallèlement au bord de la coupe, c'est-à-dire à peu près suivant une direction radiale par rapport à l'animal cécidogène.

La même multiplication cellulaire s'observe à la partie supérieure du cercle formé par les faisceaux libéro-ligneux, entre les deux gros faisceaux *flb'* fortement hypertrophiés ; elle se propage ensuite dans le parenchyme central du pétiole dont les cellules s'allongent

dans une direction radiale par rapport au parasite et se cloisonnent ensuite perpendiculairement. Quand tout le tissu central est ainsi cloisonné, la multiplication cellulaire envahit le parenchyme situé entre les faisceaux et les écarte de plus en plus. La figure 11 représente la marche du cloisonnement dans une cécidie jeune.

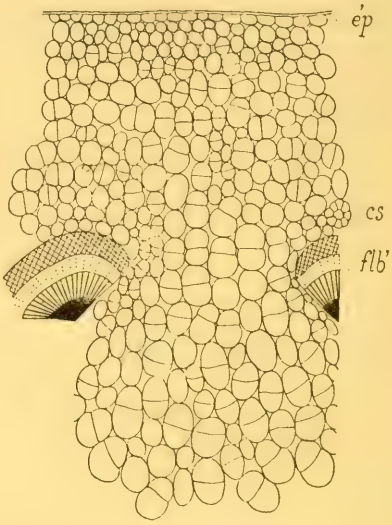


Fig. 11. — Marche du cloisonnement dans la cécidie du pétiole de Lierre : *flb'*, faisceau libéro-ligneux supérieur ; *cs*, canal sécréteur ; *ép*, épiderme (gr. 33).

Dans la galle âgée, toutes ces cellules en voie de multiplication épaississent et lignifient leurs parois ; la lignification débute dans la région voisine du Coccide, se propage ensuite de chaque côté dans l'écorce, puis entre les faisceaux et occupe finalement toute la région centrale.

On peut en conclure que l'action à distance exercée par le parasite se fait sentir dans le pétiole beaucoup plus facilement que dans la tige puisqu'une plus grande surface est lignifiée ; les faisceaux libéro-ligneux ne forment plus, comme auparavant, un anneau continu très résistant dont les éléments devaient être séparés les uns des autres pour permettre à l'action parasitaire de gagner la région centrale. Aussi les faisceaux libéro-ligneux du pétiole sont-ils beaucoup moins altérés que ceux de la tige : leurs vaisseaux ligneux *b* (en A_1, fig. 13) restent alignés en files régulières, qui sont simplement écartées en éventail par l'hypertrophie du parenchyme ; les parois de ces vaisseaux restent minces. Seules, les fibres péricycliques *fp* sont fortement épaissies et lignifiées.

Enfin, comme dans la tige, l'écorce et le faisceau libéro-ligneux médian *flb* (en A_1, fig. 10) de la région opposée à celle où le parasite est fixé, conservant sensiblement leurs dimensions normales, jouent le rôle de point fixe ; les tissus gallaires, refoulés du côté du Coccide,

s'étalent de chaque côté d'un plan de symétrie qui coïncide avec celui du pétiole normal.

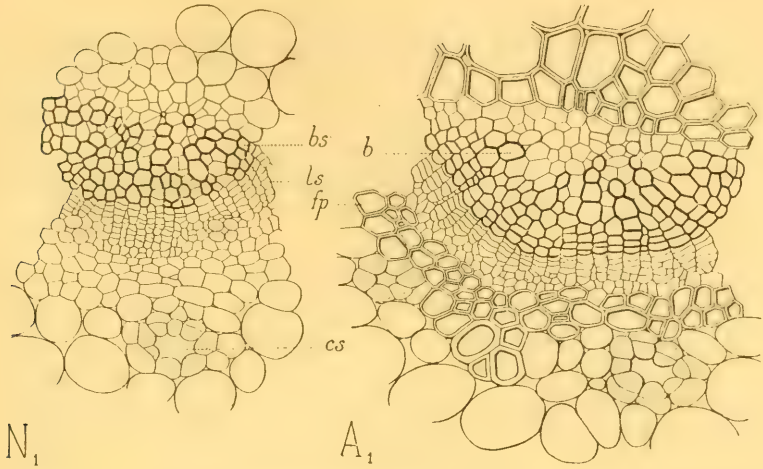


Fig. 12 (N_1). — Faisceau libéro-ligneux du pétiole normal de Lierre (gr. 150).
Fig. 13 (A_1). — Faisceau libéro-ligneux anormal (gr. 150).
b, bs, bois ; *ls,* liber ; *fp,* fibres péricycliques ; *cs,* canal sécréteur.

En résumé, sous l'influence de l'*Asterolecanium Massalongoianum*, la tige de l'*Hedera Helix* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se faisant sentir dans la région voisine du Coccide, il se forme une saillie latérale ayant un plan de symétrie ;*

2° *Il y a dissociation d'une partie de l'anneau libéro-ligneux dont les faisceaux isolés et arrondis sont noyés au milieu du parenchyme secondaire lignifié ;*

3° *La lignification s'étend à une partie de la moelle et de l'écorce.*

Potentilla hirta L. var. **pedata** Willd.

Cécidie produite par un Coccide.

C'est encore un Coccide qui produit, dans le Midi de la France, sur cette belle Potentille un renflement fusiforme (fig. 14), atteignant 25 mm. de longueur sur 5 mm. de diamètre transversal. Le parasite a une taille ne dépassant guère un demi-millimètre ; il est fixé latéralement dans une petite fossette et difficilement visible au milieu des longs poils qui couvrent la plante.

Tous les tissus de la tige, situés aux environs du point où le Coccide est fixé, sont directement excités par les piqûres de son rostre : une hyperplasie considérable en résulte du côté du parasite, donnant lieu à des tissus gallaires qui se développent symétriquement par rapport à un plan déterminé par l'animal et la génératrice médiane de la région non déformée. Ce plan de symétrie contient l'axe de la tige (fig. 17).

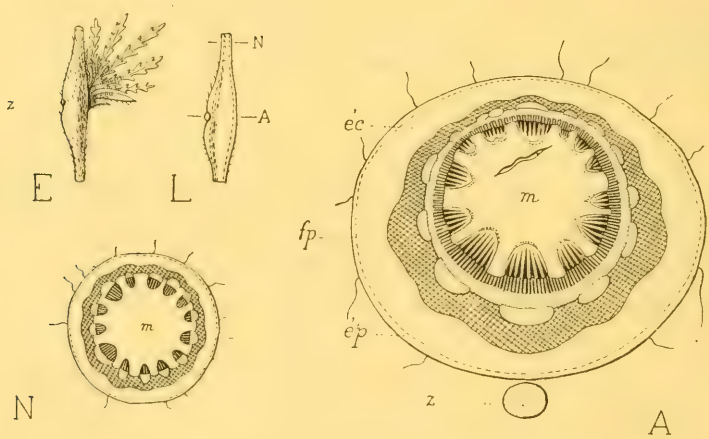


Fig. 14 (E). — Aspect de la galle de la tige de *Potentilla hirta* (gr. 1).
Fig. 15 (L). — Coupe longitudinale de la tige anormale (gr. 1).
Fig. 16 (N). — Coupe transversale schématique de la tige saine (gr. 15).
Fig. 17 (A). — Coupe transversale schématique de la tige parasitée (gr. 15).
ep, épiderme ; *ec*, écorce ; *fp*, fibres péricycliques ; *m*, moelle ; *z*, Coccide.

Tout ce que nous avons dit précédemment sur la façon dont l'activité cellulaire se manifeste dans l'écorce, au voisinage du parasite, est

encore visible ici. Les faisceaux libéro-ligneux de la région parasitée sont écartés les uns des autres et leur taille est considérablement

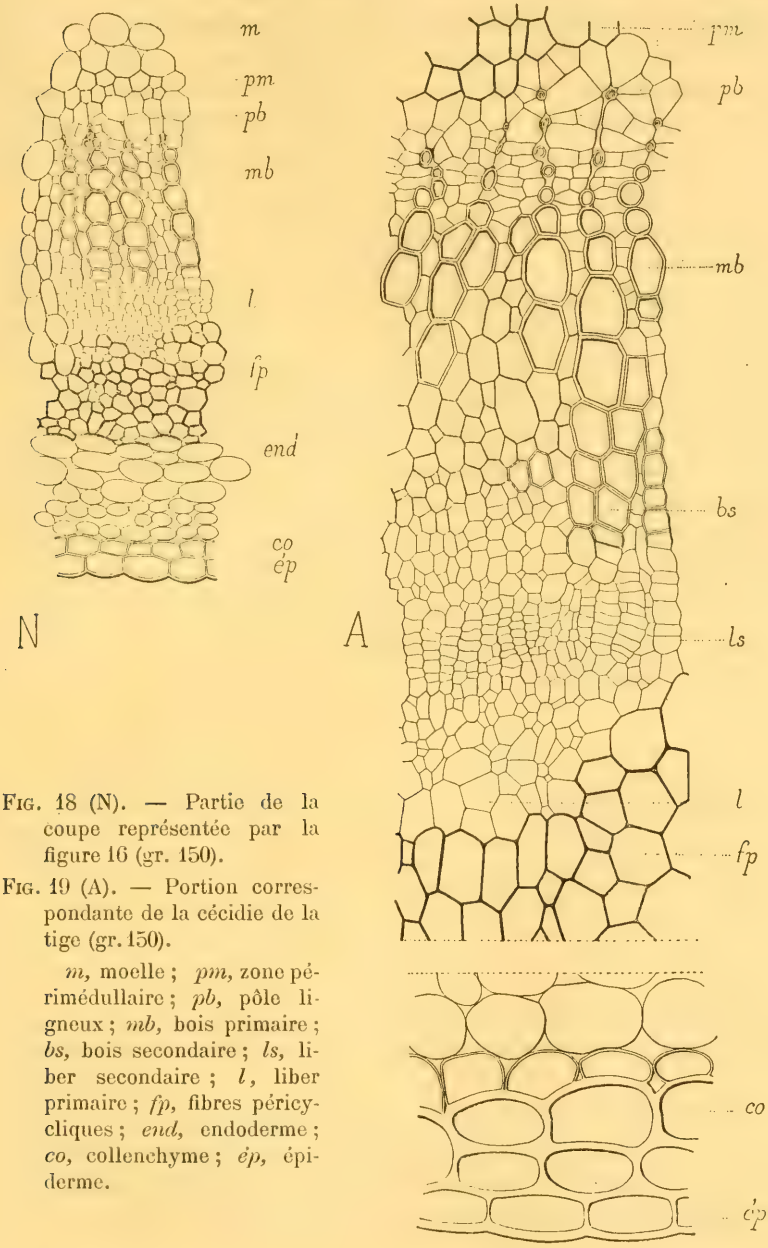


Fig. 18 (N). — Partie de la coupe représentée par la figure 16 (gr. 150).

Fig. 19 (A). — Portion correspondante de la cécidie de la tige (gr. 150).

m, moelle ; *pm*, zone périmédullaire ; *pb*, pôle ligneux ; *mb*, bois primaire ; *bs*, bois secondaire ; *ls*, liber secondaire ; *l*, liber primaire ; *fp*, fibres péricycliques ; *end*, endoderme ; *co*, collenchyme ; *ép*, épiderme.

augmentée. A l'intérieur des faisceaux, les cellules périmédullaires *pm* (fig. 19) sont grandes et lignifiées ; la moelle elle-même est un peu élargie et souvent présente de grandes fissures. A l'extérieur des faisceaux, les fibres péricycliques *fp* ont des parois minces, mais leur taille peut atteindre quatre ou cinq fois celle des cellules normales (par exemple : 55 μ au lieu de 14 μ) ; elles sont le plus souvent allongées radialement, peu lignifiées, et elles forment un anneau dont l'épaisseur atteint trois ou quatre fois l'épaisseur normale au voisinage du Coccide.

En dehors de ces fibres, les cellules endodermiques, aplatiet et très grandes (110 μ au lieu de 36 μ), se cloisonnent tangentiellement. Quant aux cellules plus internes de l'écorce, elles sons hypertrophiées également, mais arrondies ; elles remplacent les quelques rangées de petites cellules, à chloroleucites, peu serrées les unes contre les autres, qu'on rencontre dans la tige normale.

Plus en dehors, les cellules de collenchyme *co* (fig. 19) forment plusieurs assises et sont surmontées par les cellules épidermiques *ép*, devenues très grandes et à parois cellulosiques, épaisses, munies de nombreuses ponctuations. Vues de face, ces cellules épidermiques anormales sont isodiamétriques (30 μ), irrégulièrement disposées et entremêlées de nombreux stomates (fig. 21), au lieu d'être régulières et très allongées comme c'est le cas dans la tige saine (fig. 20).

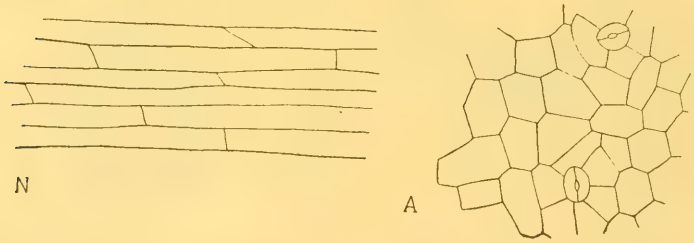


Fig. 20 (N). — Épiderme normal de la tige de *Potentilla hirta* (gr. 150).
Fig. 21 (A). — Épiderme anormal de la cécidie de la même plante (gr. 150).

La plus grande modification anatomique qu'entraîne la présence de la larve réside donc dans les faisceaux libéro-ligneux. Un faisceau anormal présente, en effet, des pôles ligneux *pb* (fig. 19) dont les cellules rayonnantes sont beaucoup plus accentuées que

dans la tige normale ; les vaisseaux de bois primaire qui y font suite sont écartés les uns des autres la multiplication et l'hypertrophie des cellules du parenchyme ; les vaisseaux du métaxylème *mb* sont eux-mêmes beaucoup plus grands et à parois plus épaisses. Enfin, alors que dans la tige normale les formations secondaires débutent à peine (fig. 18), dans le faisceau hypertrophié elles consistent surtout en longues files de bois secondaire (*bs*, fig. 19), un peu irrégulier, à parois non lignifiées.

En résumé, sous l'action d'un Coccide, la tige du *Potentilla hirta* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se faisant sentir dans la région voisine du Coccide, il se forme une saillie latérale ayant un plan de symétrie ;*

2° *Les tissus gallaires résultent surtout du grand développement que prennent les faisceaux libéro-ligneux : bois primaire hypertrophié, bois secondaire non lignifié très abondant, anneau péricyclique épaissi ;*

3° *L'épiderme et l'écorce sont considérablement hyperplasiés.*

Brachypodium silvaticum L.

Cécidie produite par un Diptère.

Cette nouvelle cécidie du *Brachypodium silvaticum*, très commune dans le Parc du Château de Fontainebleau, apparaît sur la tige dès le mois de juillet. Elle consiste, au-dessus d'un nœud, en deux bourrelets enveloppés par la gaîne et qui font un peu saillie au dehors (fig. 22) ; entre la gaîne et la tige, dans la petite dépression ovalaire limitée aux deux extrémités de son grand axe, c'est-à-dire en haut et en bas, par les deux bourrelets, se trouve une larve de Diptère, de 4 mm. de long, placée verticalement (fig. 23). Quelquefois deux larves vivent ensemble dans la même déformation.

Le bourrelet supérieur a de 4 à 5 mm. de diamètre et l'inférieur est un peu plus petit ; leur teinte est marron dès le début et va en s'accentuant au fur et à mesure que la galle vieillit, jusqu'à devenir presque noire en septembre. A ce moment, leur surface est bien

plus fortement striée que quand la galle était jeune et le bourrelet supérieur est presque sphérique (fig. 24).

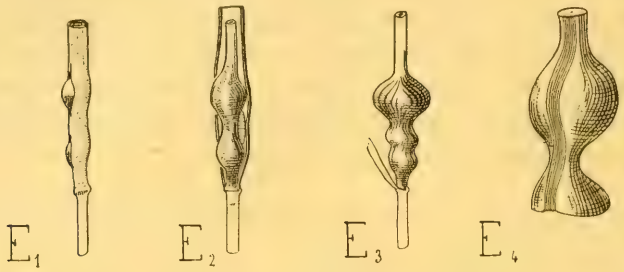


Fig. 22 (E_1). — Aspect de la diptérocécidie caulinaire du Brachypode (gr. 1).
Fig. 23 (E_2). — Même échantillon, la gaîne étant en partie enlevée (gr. 1).
Fig. 24 (E_3). — Cécidie âgée, recueillie en septembre (gr. 1).
Fig. 25 (E_4). — Bourrelet supérieur d'une cécidie jeune montrant les fines rayures vertes qui continuent celles de la tige (gr. 3).

En somme, cette cécidie a l'aspect d'une selle minuscule et rappelle fort la *galle en selle* que le *Clinodiplosis equestris* Wagner produit sur le chaume du *Triticum sativum* Lamk.

A l'endroit où la larve est en contact avec la tige, la surface est blanchâtre ; à l'opposé, suivant une génératrice verticale, la galle est presque plane et une dizaine de fines rayures vertes (fig. 25) continuent celles de la tige normale. Ceci permet de prévoir, comme dans les galles précédemment étudiées, que la portion de la tige la plus éloignée de la larve est peu hypertrophiée.

L'étude anatomique des sections pratiquées dans un entre-nœud normal et dans les différentes régions de la galle va confirmer cette prévision.

Structure de la tige normale . — La tige normale est cylindrique et son diamètre (pris en N, fig. 26) est de 1,2 mm. Elle possède deux cercles de faisceaux libéro-ligneux *flb* et *flb'* (fig. 27 et fig. 33). Les faisceaux du cercle externe *flb'* sont moins développés que les autres et plongés au milieu de fibres lignifiées *scl* ; entre les faisceaux et l'épiderme *ép*, dont les cellules sont également lignifiées, les fibres sont remplacées par des cellules de parenchyme *cl* renfermant de la chlorophylle : ce sont ces petites cellules recouvertes

seulement par l'épiderme qui forment à l'extérieur les fines rayures vertes dont il a été parlé plus haut. En dedans de ce premier cercle de faisceaux se trouve un parenchyme *pr* formé de grandes cellules

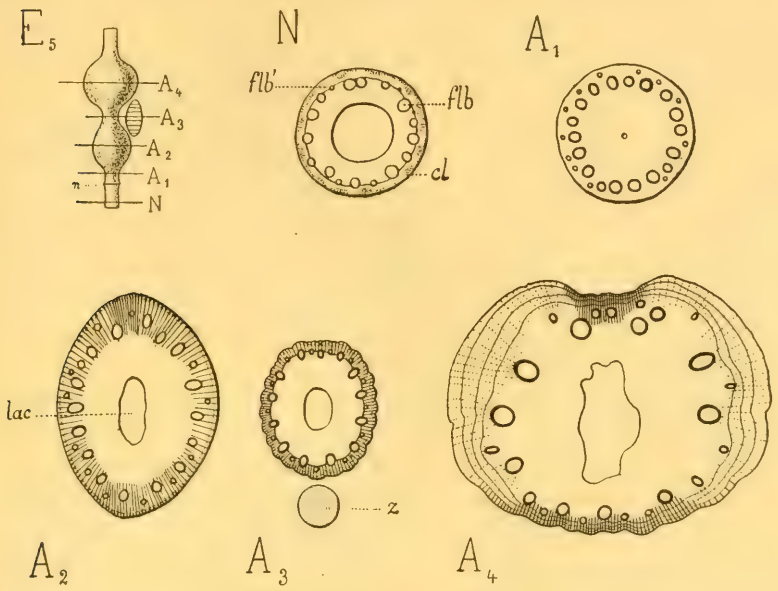


Fig. 26 (E_5). — Schéma de la cécidie caulinaire du Brachypode (gr. 2).

Fig. 27 (N). — Coupe transversale schématique de l'entre-nœud normal (gr. 15).

Fig. 28 (A_1). — Coupe transversale schématique de la tige anormale au-dessous du bourrelet inférieur (gr. 15).

Fig. 29 (A_2). — Schéma de la coupe transversale passant au milieu du bourrelet inférieur (gr. 15).

Fig. 30 (A_3). — Schéma de la coupe transversale de la tige au niveau de la larve (gr. 15).

Fig. 31 (A_4). — Schéma de la coupe transversale passant au milieu du bourrelet supérieur (gr. 15).

flb, flb', faisceau libéro-ligneux ; *cl,* tissu chlorophyllien ; *lac,* lacune ; *n,* nœud ; *z,* larve de diptère.

à parois non encore lignifiées ; sa partie centrale est résorbée et forme une grande lacune *lac*. Ce parenchyme renferme le deuxième cercle de faisceaux libéro-ligneux *flb*, beaucoup plus grands que les premiers. Chaque faisceau est entouré d'une gaîne continue de fibres *f*, à parois épaisses et lignifiées ; son liber est composé de larges tubes criblés mêlés à des cellules parenchymateuses plus petites.

Le bois (*b*, *v*, *fb*, fig. 33) comprend d'abord un gros vaisseau spiralé *b*, situé dans le plan de symétrie du faisceau et vers l'intérieur ; ce vaisseau *b* est entouré de parenchyme non lignifié, à petites cellules, et en contact avec un autre vaisseau ou bien avec une petite lacune du tissu parenchymateux. La partie la plus externe du bois comprend en outre, à droite et à gauche, deux gros vaisseaux ponctués *v* réunis entre eux par des vaisseaux réticulés *fb*, plus petits.

Structure de la galle. — Une coupe pratiquée en A_1 (fig. 26 et 28), un peu au-dessus du nœud *n*, mais au-dessous du bourrelet inférieur de la cécidie, se montre parfaitement circulaire et ne possède encore qu'une très minime lacune. Le parenchyme sclérifié, si abondant plus bas entre les faisceaux, a presque complètement disparu ; seules, les gaînes continues de fibres à parois épaisses se sont lignifiées autour des faisceaux.

Montons un peu plus haut. Au fur et à mesure que l'on s'approche de la partie la plus large du bourrelet inférieur, la section devient ovale (A_2, fig. 29) : la partie étroite conserve la structure normale ; la partie la plus large montre un épiderme contourné et irrégulier, des faisceaux libéro-ligneux étirés vers le centre dans lesquels les petits vaisseaux réticulés médians (*fb*, de la coupe normale) s'allongent et éloignent de plus en plus les pôles ligneux et libérien. En même temps, toutes les cellules du parenchyme compris entre les faisceaux augmentent de longueur dans une direction radiale, épaississent et lignifient leurs parois ; le parenchyme externe devient ainsi plus homogène et ne présente plus de cellules à chlorophylle. C'est cette région fortement lignifiée qui se trouve en contact avec l'extrémité inférieure de la larve.

En somme, un plan de symétrie, déterminé par la larve et par la génératrice opposée de la tige, commence à se dessiner dans la section médiane du bourrelet inférieur de la cécidie. Ce plan est bien visible dans la figure 29.

Etudions maintenant les coupes pratiquées plus haut. Au niveau même de la portion médiane du corps de la larve, en A_3 (fig. 26 et fig. 30), c'est-à-dire dans la partie la plus concave de la galle en forme de selle, la section transversale est presque circulaire ; pourtant le plan de symétrie défini précédemment est encore un peu reconnaissable. La lignification du parenchyme

interfasciculaire est presque générale et s'étend depuis la lacune centrale jusqu'à l'épiderme fortement contourné.

La diminution du diamètre de la cécidie que l'on constate ici au niveau de la larve se présente fréquemment dans les productions pathologiques. Le plus souvent, en effet, les cellules qui sont en contact intime avec le parasite se sclérifient très vite et par suite ne peuvent plus croître. Au contraire, celles qui sont situées à quelque distance du parasite ne se sclérifient pas : elles peuvent s'hypertrophier d'abord, se cloisonner ensuite rapidement et donner naissance à ces bourrelets plus ou moins développés qui existent dans presque toutes les galles où le cécidozoaire est externe.

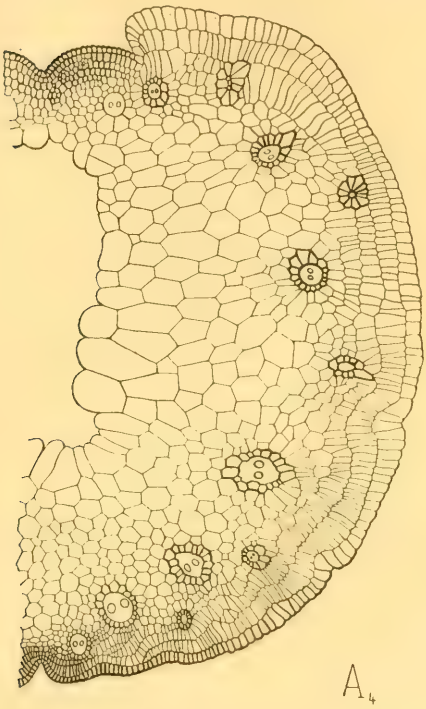


Fig. 32 (A_4). — Moitié de la coupe transversale passant au milieu du bourrelet supérieur de la cécidie caulinaire du Brachypode (gr. 40).

C'est ce qui se produit au-dessus et au-dessous de la larve pour la tige du *Brachypodium;* mais le bourrelet supérieur est beaucoup plus développé que l'autre. De plus, la forme de sa section transversale est bien différente (A_4, fig. 31) : la portion de la coupe en contact avec la larve possède sur une grande étendue tous ses éléments fortement lignifiés et peu développés ; à l'opposé (c'est-à-dire en haut de la fig. 31), se trouve une autre zone très étroite dont les éléments, tous sclérifiés, conservent la taille qu'ils ont dans la tige normale. Un plan de symétrie passant par le milieu de ces deux zones existe ici comme dans le bourrelet inférieur de la galle.

A droite et à gauche de ces deux régions lignifiées, les deux

parties latérales de la section A_4 sont très hypertrophiées et font également saillie de chaque côté. Les faisceaux libéro-ligneux qu'elles contiennent sont seuls lignifiés et ont leurs contours irréguliers. La figure 32 représente au grossissement 40 la moitié de la coupe transversale pratiquée en A_4, située à droite du plan de symétrie ; l'anatomie plus complète des faisceaux est fournie à un grossissement supérieur par la figure 34.

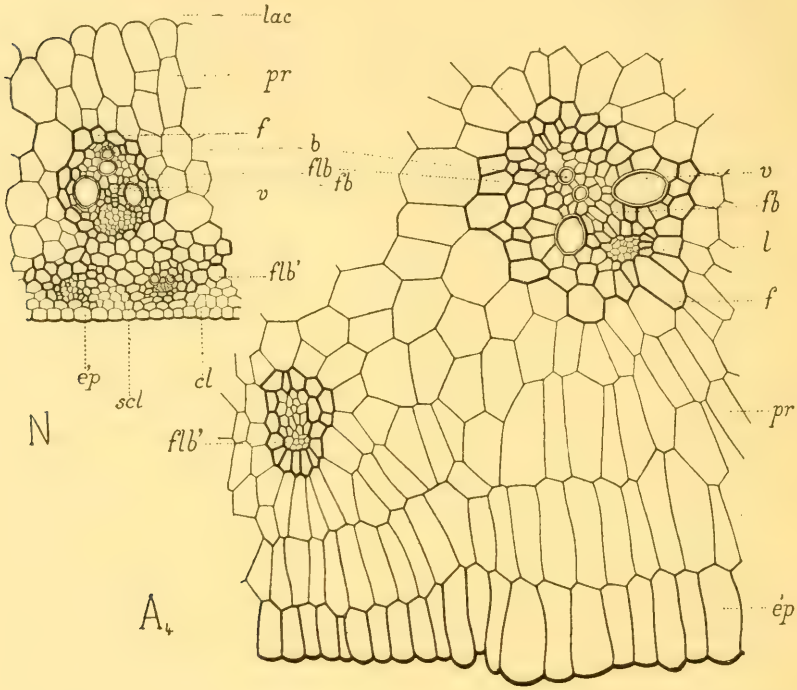


Fig. 33 (N). — Portion de la coupe transversale représentée par la figure 27 (gr. 150).

Fig. 34 (A_4). — Portion de la coupe transversale représentée par la figure 31 (gr. 150).

flb, flb', faisceaux libéro-ligneux internes et externes ; *v, fb, b*, bois ; *f*, fibres ; *pr*, parenchyme ; *cl*, tissu chlorophyllien ; *scl*, sclérenchyme ; *ép*, épiderme ; *lac*, lacune.

Si le contour d'un gros faisceau libéro-ligneux *flb* (fig. 34) appartenant au cercle interne est moins régulier que dans la tige normale, par contre son diamètre est double (210 μ au lieu de 90). Les vaisseaux ponctués *v* sont très grands et très allongés ; ils sont

réunis par des vaisseaux réticulés *fb* étirés radialement. Tout le parenchyme entourant les vaisseaux spiralés *b* est lignifié. Le liber *l* est un peu plus réduit que dans le faisceau normal. Enfin les fibres *f* de la gaîne sont allongées et étalées en éventail.

Les petits faisceaux libéro-ligneux *flb'* du cercle externe ont une taille beaucoup supérieure à celle qu'ils avaient dans la tige saine; ils sont lignifiés et les fibres de leur gaîne sont également allongées et étalées en éventail.

Sous l'action du parasite, toutes les cellules de l'épiderme *ép* et du parenchyme *pr* compris entre les faisceaux se sont allongées perpendiculairement à la paroi de la galle. Les cellules épidermiques atteignent six ou sept fois leur épaisseur normale (73 μ au lieu de 9 μ); leur largeur est deux ou trois fois plusgrande ; vues de face (fig. 36), elles se montrent plus courtes et plus homogènes que les cellules épidermiques normales, ces dernières comprenant de très longues cellules (fig. 35) qui alternent avec d'autres très courtes. La paroi externe des cellules anormales est mince et non lignifiée.

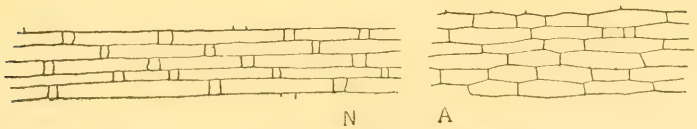


Fig. 35 (N). — Épiderme de la tige normale du Brachypode (gr. 150).

Fig. 36 (A). — Épiderme du bourrelet supérieur de la cécidie de la même plante (gr. 150).

La lignification ne s'est pas non plus effectuée dans les parois des cellules qui entourent les faisceaux et qui constituaient la couche sclérus e (*scl*, fig. 33) de la tige normale ; les cellules à chlorophylle ont aussi disparu ; le parenchyme est devenu plus homogène et même plus régulier puisque ses cellules sont disposées à partir de l'épiderme en assises bien délimitées les unes des autres, comme le montre le dessin d'ensemble de la figure 32.

L'allongement radial si marqué de toutes les cellules de l'épiderme, du parenchyme, de la gaîne des faisceaux libéro-ligneux eux-mêmes est encore ici, comme précédemment, une conséquence de l'*action* cécidogène du parasite. De plus, comme précédemment encore, la petite région de la tige opposée à la larve ayant conservé sa structure normale joue le rôle de point d'appui : elle développe une *réaction* qui fait saillir latéralement les tissus hyperplasiés et

repousse en avant, mais toujours dans le plan de symétrie, la portion moins altérée de la tige qui se trouve en contact direct avec la partie supérieure du corps de la larve.

En résumé, sous l'influence de la larve d'un Diptère, la tige du *Brachypodium silvaticum* subit les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait sentir dans la région voisine de la larve et produit un double renflement en forme de selle présentant un plan de symétrie ;*

2° *Les faisceaux libéro-ligneux s'hypertrophient beaucoup ; les cellules épidermiques et celles du parenchyme interfasciculaire devenu homogène s'allongent énormément.*

Fraxinus excelsior L.

Cécidie produite par le *Perrisia fraxini* Kieff.

Cette galle est l'une des plus communes parmi celles que l'on rencontre sur le Frêne élevé. Le plus souvent, c'est sur la nervure médiane d'une foliole qu'elle prend naissance et elle y constitue un renflement en forme de poche allongée s'ouvrant par une longue fente à la face supérieure. Rarement elle existe sur le pétiole. C'est un exemplaire de galle pétiolaire recueilli dans la forêt de Fontainebleau qui servira à cette étude (fig. 37, E).

Au printemps, la jeune larve de *Perrisia*, arrêtée à la face supérieure du pétiole entre les deux courtes ailes latérales, amène une hyperplasie considérable de ces deux ailes. La profondeur du sillon que ces deux ailes délimitent entre elles devient quatre ou cinq fois plus grande, de même que l'épaisseur de ces ailes passe de 0,16 mm. à 1,16 mm. Cette énorme hyperplasie oblige les deux ailes pétiolaires à se rapprocher et à s'imbriquer étroitement, mais sans se souder, sur une longueur un peu supérieure à celle de la larve, environ 10 à 12 mm. Une cavité larvaire close est ainsi constituée.

En coupe transversale (fig. 39), la nervure médiane du pétiole parasité se montre peu modifiée (comparer les fig. 38 et 39) ; son diamètre reste sensiblement constant et, tout au plus, l'anneau péricyclique *fp* est-il un peu plus épaissi dans la moitié opposée à la

cavité larvaire qu'il ne l'est normalement : là, il possède en plus une ou deux rangées de grandes cellules à parois épaisses. La partie

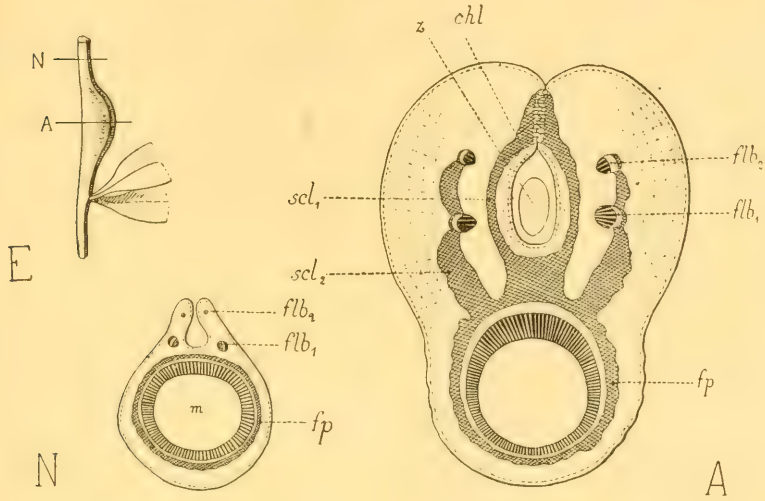


Fig. 37 (E). — Aspect de la cécidie du pétiole de Frêne (gr. 1).
Fig. 38 (N). — Coupe transversale schématique du pétiole sain (gr. 15).
Fig. 39 (A). — Coupe transversale schématique du pétiole parasité (gr. 15).
flb_1, *flb_2*, faisceaux libéro-ligneux des ailes ; *fp*, anneau fibreux péricyclique ; *m*, moelle ; *scl_1*, *scl_2*, bandes scléreuses ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, larve.

ligneuse des faisceaux vasculaires comprend, comme dans la tige normale, des files de 4 ou 5 gros vaisseaux primaires et un pareil nombre d'éléments secondaires.

Il n'en est plus de même dans la région de la nervure médiane la plus proche de la larve : les vaisseaux du bois primaire sont très hypertrophiés et l'assise génératrice interne a produit dix à douze rangées de fibres ligneuses. En dehors de l'anneau vasculaire, les fibres péricycliques sont très agrandies (36 μ au lieu de 12 μ) et fortement épaissies.

C'est dans les ailes pétiolaires que réside tout l'intérêt de la galle, et leur structure est profondément altérée par l'active multiplication cellulaire dont elles sont le siège.

Dans chaque *aile normale* (en N, fig. 38 et fig. 40), le système vasculaire est représenté par deux faisceaux libéro-ligneux, l'un

flb$_1$ assez gros, l'autre *flb*$_2$ plus petit, tous deux munis d'un arc de fibres péricycliques *fp* et d'un endoderme très net. Le parenchyme *pa* compris entre les faisceaux et l'épiderme supérieur *éps* a encore un peu les caractères du tissu palissadique de la feuille ; celui qui est situé entre les faisceaux et l'épiderme inférieur *épi* est nettement lacuneux (en *la*, fig. 40).

L'aspect d'une *aile hyperplasiée* du pétiole est toute différente (A, fig. 39). Du côté de la cavité larvaire *chl* se trouve une première bande scléreuse concave *scl*$_1$ peu épaisse du côté de la nervure médiane et reliée au cercle fibreux péricyclique *fp* ; cette bande *scl*$_1$ est de plus en plus développée au fur et à mesure qu'elle se rapproche de l'orifice de la cavité larvaire : là, les cellules scléreuses ont envahi le parenchyme jusqu'à l'épiderme ; les cellules épidermiques elles-mêmes sont lignifiées, fortement épaissies et munies de longs prolongements obtus cutinisés, sortes de poils courts, qui pénètrent les uns entre les autres et ferment l'orifice de la chambre gallaire.

Une deuxième bande scléreuse *scl*$_2$, beaucoup plus large que la première, occupe la partie centrale de l'aile du pétiole. Cette bande est aussi en relation par sa large base avec la zone fibreuse péricyclique de la nervure médiane ; à son autre extrémité elle vient se juxtaposer aux fibres péricycliques du gros et du petit faisceau de l'aile (en *fp*, fig. 41). Les éléments de cette large bande scléreuse sont de deux à quatre fois plus grands et plus épais que ceux de la bande scléreuse la plus rapprochée de la cavité larvaire ; ils peuvent atteindre 160 μ de longueur ; leurs parois sont épaisses de 8 μ et munies de nombreuses ponctuations rectilignes.

La présence de ces deux bandes scléreuses est très importante. En été, la galle se dessèche, les ailes hypertrophiées s'écartent l'une de l'autre et les larves du *Perrisia fraxini*, alors suffisamment développées, gagnent le sol pour s'y métamorphoser. La cause de cette sorte de déhiscence, qui rappelle celle d'un follicule, est facile à trouver dans la structure des deux bandes lignifiées *scl*$_1$ et *scl*$_2$: les cellules de la large bande *scl*$_2$ ont des parois beaucoup plus épaisses que celles de la petite bande *scl*$_1$. Or on sait que « *en se desséchant, les cellules se contractent d'autant plus que leurs parois sont plus épaisses* ». (Cours de Botanique par MM. G. Bonnier et Leclerc du Sablon, p. 638 et fig. 1052). Les larges bandes *scl*$_2$

se contractent donc davantage dans les ailes pétiolaires que les bandes étroites scl_1 et ces ailes ont tendance à se recourber vers

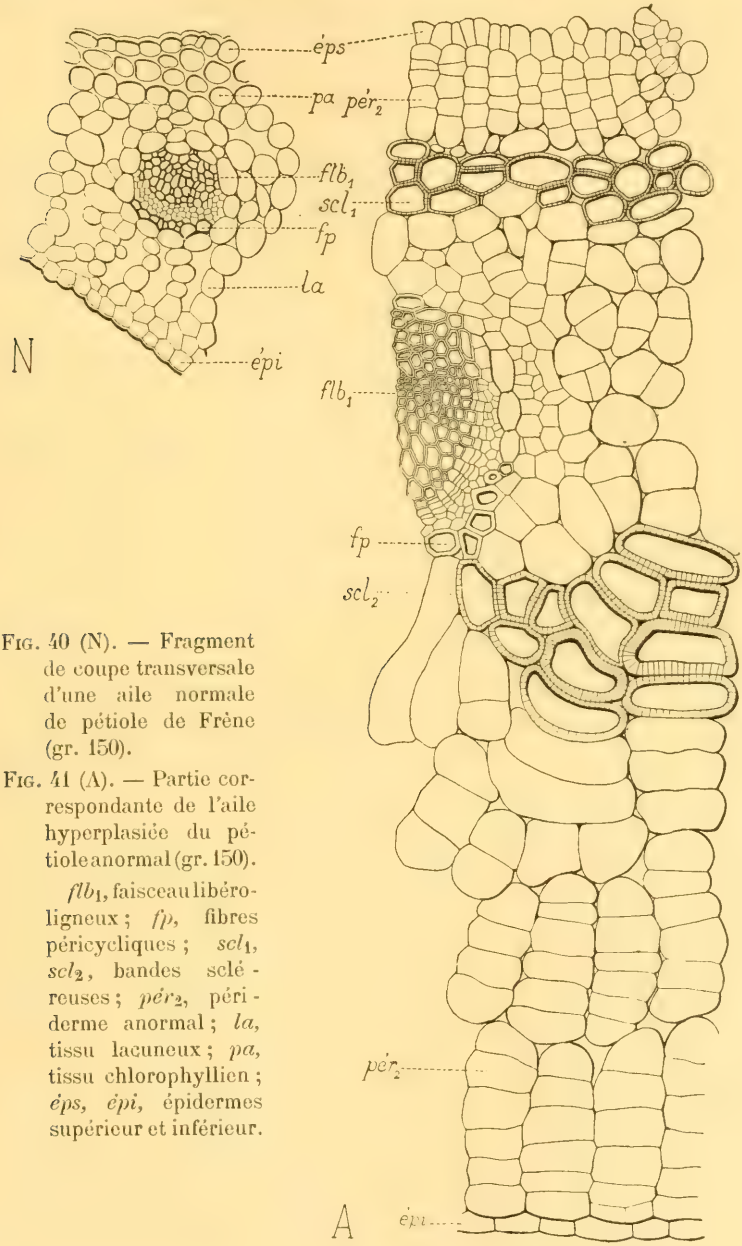


Fig. 40 (N). — Fragment de coupe transversale d'une aile normale de pétiole de Frêne (gr. 150).

Fig. 41 (A). — Partie correspondante de l'aile hyperplasiée du pétiole anormal (gr. 150).

flb_1, faisceau libéro-ligneux ; *fp*, fibres péricycliques ; *scl_1*, *scl_2*, bandes sclé-reuses ; *$pér_2$*, péri-derme anormal ; *la*, tissu lacuneux ; *pa*, tissu chlorophyllien ; *éps*, *épi*, épidermes supérieur et inférieur.

l'extérieur. De plus, la dessication des tissus parenchymateux compris entre les deux bandes scléreuses ne peut qu'accentuer ce mouvement et tend à rapprocher les petites bandes scléreuses des autres, qui sont plus grosses et aussi plus résistantes.

En outre des deux bandes scléreuses scl_1 et scl_2, il y a encore dans l'aile pétiolaire hyperplasiée un abondant parenchyme non lignifié, formé de très nombreuses cellules. Le parenchyme compris entre la cavité larvaire et la bande scléreuse mince scl_1 est formé de petites cellules de 36 μ de diamètre, empilées en files perpendiculaires à l'épiderme. Chaque cellule sous-épidermique a produit, par un rapide cloisonnement, de quatre à six cellules à contenu protoplasmique abondant et à gros noyaux. L'aspect de ce tissu spécial rappelle un peu le tissu nourricier qu'on est habitué à rencontrer dans beaucoup de cécidies au voisinage du parasite. De plus, l'origine sous-épidermique de toutes les cellules de ces files parallèles permet de les assimiler aux cellules du périderme de la tige du Frêne qui, comme on le sait, s'établit dans l'assise corticale la plus externe. Mais ici, les différentes cellules d'une file qui dérivent de la même cellule sous-épidermique ne peuvent être distinguées en subéreuses et phellodermiques. Les cellules les plus internes sont en contact avec la bande scléreuse mince scl_1.

Dans la zone comprise entre la large bande scléreuse scl_2 et l'épiderme inférieur de l'aile du pétiole, les cellules lacuneuses du tissu normal ont fait place à des files cellulaires perpendiculaires à la surface de l'épiderme inférieur *épi* et semblables à celles que nous venons de voir plus haut. Elles dérivent encore du cloisonnement actif des cellules sous-épidermiques et peuvent être assimilées à du tissu péridermique. Les plus internes d'entre elles sont en contact avec les cellules de la grosse bande scléreuse scl_2, car le cloisonnement se manifeste très profondément. Leur taille est supérieure de beaucoup à celle des cellules du périderme situées près de la cavité larvaire ; elles atteignent 90 μ de largeur ; leur protoplasme est peu abondant.

Enfin, dans la zone intermédiaire comprise entre les deux bandes scléreuses scl_1 et scl_2, le parenchyme contient encore des cellules cloisonnées jusqu'à cinq ou six fois, mais la présence des fibres et des faisceaux libéro-ligneux des ailes amène forcément une grande irrégularité dans leur disposition.

En résumé, l'hyperplasie des ailes pétiolaires est surtout localisée dans les deux zones parenchymateuses en contact avec l'épiderme inférieur et avec l'épiderme supérieur. Sous l'action cécidogène engendrée par la larve logée entre les deux ailes, les cellules sous-épidermiques se sont allongées dans une direction rayonnante par rapport au parasite, puis se sont cloisonnées perpendiculairement, produisant ainsi des files radiales de cellules. Vers la nervure médiane, l'action cécidogène s'est également fait sentir, mais elle est restée localisée aux faisceaux libéro-ligneux les plus proches. La nervure médiane, fortement protégée par son enveloppe fibreuse péricyclique, a donc presque tout entière fait fonction de point d'appui et développé une *réaction* qui a refoulé les tissus hyperplasiés, fait saillir latéralement la galle et éloigné de plus en plus le parasite. La larve et la génératrice non déformée de la nervure déterminent un plan qui est à la fois plan de symétrie pour la cécidie et pour le pétiole.

Remarque. — La galle du pétiole est en tout semblable comme aspect à celle que les larves du même *Perrisia* produisent sur la foliole ; ses dimensions en largeur et en épaisseur sont seulement plus faibles.

Il est, en effet, facile à comprendre que la nervure médiane de la foliole résiste plus difficilement à l'action du parasite et s'hypertrophie beaucoup plus que celle du pétiole qui est plus grosse et protégée en outre par une forte gaîne péricyclique.

On retrouve dans la galle de la foliole deux grands arcs scléreux reliés au péricycle de la nervure médiane ; ces arcs fibreux occupent encore la même situation par rapport à la cavité larvaire et par rapport aux premiers faisceaux libéro-ligneux du limbe ; ils sont aussi de taille inégale. Le cloisonnement des cellules sous-épidermiques se produit comme précédemment et fournit des files cellulaires rayonnant autour du parasite, plus accentuées et plus faciles à mettre en évidence par des coupes transversales que dans la galle du pétiole.

Il est encore intéressant de remarquer, au sujet de cette galle, que les phénomènes d'hyperplasie des tissus végétaux sous l'*action* du parasite et de *réaction* de la part de la plante se retrouvent aussi bien dans les feuilles que dans les pétioles et dans les tiges. Ces données sont, en effet, générales et s'appliquent également aux

galles affectant les autres parties de la plante (racines, bourgeons, fleurs, fruits, etc...). Elles permettent toujours de se rendre compte de la forme que prend l'organe parasité et même de la prévoir quand on tient compte de la position du parasite par rapport au végétal et de l'état de différenciation plus ou moins avancé des tissus qu'il affecte.

En résumé, sous l'action du *Perrisia fraxini*, le pétiole du *Fraxinus excelsior* offre les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait sentir principalement sur les ailes qui s'hyperplasient beaucoup et produisent un renflement latéral dont le plan de symétrie accentue celui du pétiole ;*

2° *L'hyperplasie des ailes résulte surtout d'un cloisonnement tangentiel répété des cellules sous-épidermiques ;*

3° *Dans chaque aile apparaissent deux bandes scléreuses dont la dessication favorise l'ouverture de la galle ;*

4° *L'anneau vasculaire de la nervure médiane est un peu hypertrophié du côté du parasite.*

Picea excelsa Lamk.

Cécidie produite par le *Chermes abietis* L.

La cécidie produite par cet Aphidien se rencontre sur la plupart des Épicéas (*Picea alba* Link, *P. nigra* L., *P. orientalis* L., *P. Morinda* Link), mais c'est sur le *Picea excelsa* Lamk. qu'elle est le plus fréquente.

Les insectes parfaits hivernent dans les bourgeons. Au printemps, ils déposent leurs œufs, enveloppés d'une matière laineuse, à la base des jeunes pousses et les petits *Chermes* qui sortent de ces œufs se fixent à l'aisselle des jeunes feuilles. L'influence de leur succion se fait immédiatement sentir : les aiguilles s'arrêtent dans leur développement et n'atteignent pas leur longueur normale ; leurs bases s'hypertrophient fortement, s'épaississent et s'élargissent ainsi que la région correspondante de la tige. Puis les feuilles se soudent par leurs bords en enveloppant les petits pucerons dans des cavités qui restent en relation avec le dehors par de longues fentes

transversales arquées, garnies de lèvres saillantes, serrées, teintées de rouge.

L'ensemble de la déformation atteint de 20 à 40 mm. de long et produit toujours une cécidie unilatérale, verte, en forme d'ananas, fixée à la base de la jeune pousse (fig. 42).

Fig. 42. — Cécidie du *Chermes abietis.*

En août ou en septembre, la dessication de la galle se produit et amène la séparation des aiguilles hypertrophiées ; les insectes sortent à l'état de nymphes et la plupart d'entre eux (1) se fixent aux feuilles voisines pour se métamorphoser, devenir insectes parfaits, gagner les bourgeons de l'arbre et y passer l'hiver.

Le cycle évolutif si curieux de ce parasite étant rappelé, d'après les recherches d'Eckstein et surtout de Cholodkowsky, examinons successivement :

1° L'action de l'animal cécidogène sur la tige et la feuille pendant la première année ;

2° L'influence de la déformation sur la croissance ultérieure du rameau et sur la ramification.

1° Action du *Chermes abietis* sur la tige et la feuille ; anatomie de la galle.

Les aiguilles du jeune rameau étant les organes les plus attaqués par les *Chermes* et les plus hypertrophiés, je commencerai par leur étude pour faire ensuite celle de la tige déformée et de là passer directement à l'étude de la ramification.

Étude de la déformation de la feuille. — Les aiguilles normales du *Picea excelsa* sont tétragones et reposent sur de gros coussinets ; leur surface est à peu près lisse et leurs stomates sont répartis sur les deux faces en files constituant deux groupes symétriques. Sur

(1) Les autres vont, en effet, se poser sur les aiguilles du Mélèze et leurs descendants y produisent une déformation au printemps suivant.

un très jeune rameau de l'année, les feuilles ont 16 mm. de longueur en moyenne ; en section transversale (N, fig. 44) leur largeur est environ moitié de leur épaisseur (largeur $\lambda = 0,7$ mm. ; épaisseur $\varepsilon = 1,5$ mm.).

Aussitôt que les petits *Chermes* se fixent à l'aisselle d'une jeune feuille, on remarque que la base se renfle pendant que l'extrémité, ne s'accroissant plus, s'incline un peu, jaunit et se recouvre de courtes papilles. En même temps, la section de la feuille se modifie.

Une coupe transversale faite vers l'extrémité supérieure (en A_1, fig. 43 et fig. 45) présente encore une section tétragone, mais la largeur est devenue sensiblement égale à l'épaisseur ($\lambda = 0,9$ mm. ; $\varepsilon = 0,8$ mm.) et les contours moins nets n'offrent plus que quelques stomates (Comparer les figures d'ensemble 44 et 45).

L'épiderme *ép* (en A_1, fig. 50) conserve les dimensions qu'il avait dans la feuille normale, mais ses parois sont plus épaissies (comparer les figures 49 et 50) ; il est en contact avec un hypoderme *hyp* très irrégulier comme taille, ne présentant des cellules lignifiées que de place en place. Dans l'angle de la section, le canal sécréteur *cs* a une lumière beaucoup plus petite que celle du canal sain ; ses cellules sécrétrices sont plus grosses, isodiamétriques et presque toutes cloisonnées ; les cellules de la gaîne sont également plus ramassées et souvent aussi divisées. Plus au centre, le parenchyme cortical est indifférencié et peu riche en chloroleucites.

La nervure centrale conserve un diamètre sensiblement égal à celui qu'elle a dans la feuille normale ; son endoderme *end* constitue un anneau irrégulier de cellules de tailles variées, plus grandes en général que les cellules endodermiques normales et non munies d'un cadre d'épaississement. Au centre, le faisceau libéro-ligneux est réduit et ne comporte plus, dans chaque moitié, que 4 à 6 vaisseaux de bois *b* au lieu de 16 à 18 ; la réduction porte également sur le liber *l*, sur l'aile à gros noyaux *al* et sur l'aile vasculaire *av* dont les éléments sont plus grands, pourvus de noyaux plus gros ou de ponctuations aréolées plus nombreuses.

La modification dans la structure anatomique de la feuille, déjà très notable dans la pointe par suite de l'arrêt de la croissance, s'accentue au fur et à mesure qu'on se rapproche de la base hyperplasiée. L'épaisseur et la largeur mesurées sur les coupes

transversales restent égales entre elles comme en A_1 et peuvent atteindre 1,5 mm. en A_2 (fig. 43), 2,4 mm. en A_3. En même temps, ainsi que le montre le dessin d'ensemble de la coupe A_3 (fig. 47), le

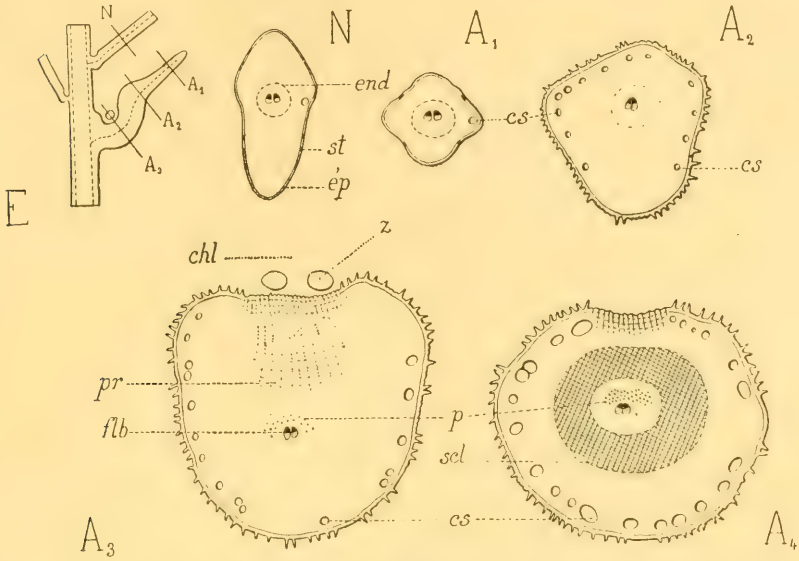


Fig. 43 (E). — Coupe longitudinale schématique d'un rameau anormal d'Épicéa (gr. 1).

Fig. 44 (N). — Schéma de la coupe transversale d'une feuille normale (gr. 15).

Fig. 45 (A_1). — Feuille anormale : schéma de la coupe transversale pratiquée près de la pointe (gr. 15).

Fig. 46 (A_2). — Feuille anormale : schéma de la coupe transversale pratiquée vers le milieu (gr. 15).

Fig. 47 (A_3). — Feuille anormale : schéma de la coupe transversale pratiquée au niveau des parasites (gr. 15).

Fig. 48 (A_4). — Schéma de la coupe transversale d'une feuille anormale âgée (gr. 15).

flb, faisceau libéro-ligneux ; *p*, fibres ; *scl*, sclérenchyme ; *pr*, parenchyme cloisonné ; *cs*, canal sécréteur et cellules secrétrices ; *end*, endoderme ; *ép*, épiderme ; *st*, stomate ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, Chermès.

contour de la section se modifie au niveau de la cavité larvaire : il est fortement concave en haut et assez régulièrement convexe à la partie inférieure.

A partir du niveau A_2, la plus grande partie des tissus gallaires est constituée par le parenchyme cortical hypertrophié *pr* dont les cellules n'ont plus de parois sinueuses. Les cellules de ce paren-

chyme, situées un peu au-dessus du faisceau libéro-ligneux, s'allongent souvent dans une direction rayonnante par rapport à la cavité larvaire et prennent une ou deux cloisons transversales ; ces cellules sont bourrées de grains d'amidon. Noyé au milieu de ce

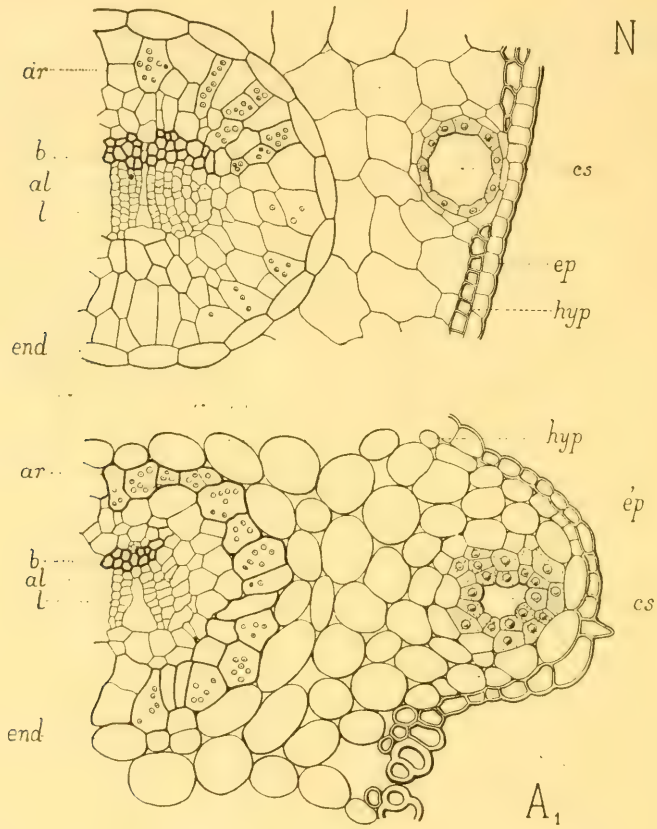


Fig. 49 (N). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 44 (gr. 150).

Fig. 50 (A_1). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 45 (gr. 150).

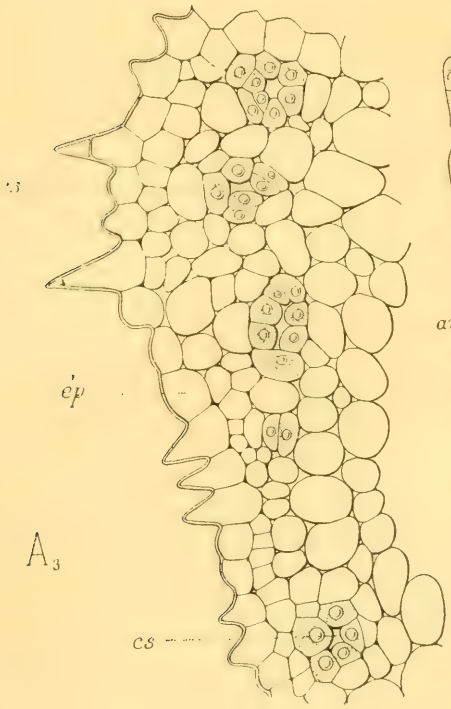
b, bois ; *l*, liber ; *ar*, tissu aréolé ; *al*, aile à gros noyaux ; *end*, endoderme ; *cs*, canal sécréteur ; *hyp*, hypoderme ; *ép*, épiderme:

parenchyme se trouve le faisceau libéro-ligneux *flb* (en A_3, fig. 47) dont la taille n'a pas varié. Il est entouré de quelques cellules polyédriques *p*, de 36 μ de diamètre en moyenne, à parois peu

épaisses, non lignifiées, munies de nombreuses ponctuations réticulées irrégulières : ces cellules correspondent aux fibres normales. Le tissu aréolé a disparu et l'endoderme n'est plus reconnaissable.

C'est au bord de la feuille que la modification des tissus est la plus grande, car elle porte sur l'épiderme et l'appareil sécréteur.

L'*épiderme*, tout autour du limbe, s'étire en longues papilles, de 50 à 75 μ, souvent cloisonnées, à parois épaisses et lignifiées *ép* (en A_3, fig. 51). Au bord des lèvres de la cavité larvaire ces papilles deviennent si grandes qu'elles constituent de véritables poils à parois



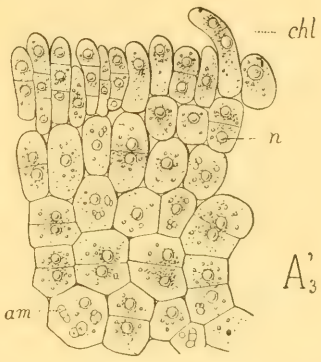


Fig. 51 (A_3). — Partie latérale de la coupe transversale représentée par la figure 47 (gr. 150).

Fig. 52 (A'_3). — Partie supérieure de la même coupe (gr. 150).

ép, épiderme; *cs*, cellules sécrétrice ; *n*, noyau; *am*, amyloleucite ; *chl*, chambre larvaire.

minces, cylindriques, de 350 μ de longueur parfois ; le contenu de ces poils est le plus souvent coloré en rose. Vu de face, l'épiderme anormal se montre formé par des cellules irrégulières (en A, fig. 54), peu allongées, à parois épaisses, mais dont les sinuosités sont courtes ; les stomates ont disparu. Au contraire, comme le représente

la figure 53 (en N), les stomates du tissu normal sont régulièrement espacés et reliés entre eux par de longues cellules à parois minces et fortement sinueuses.

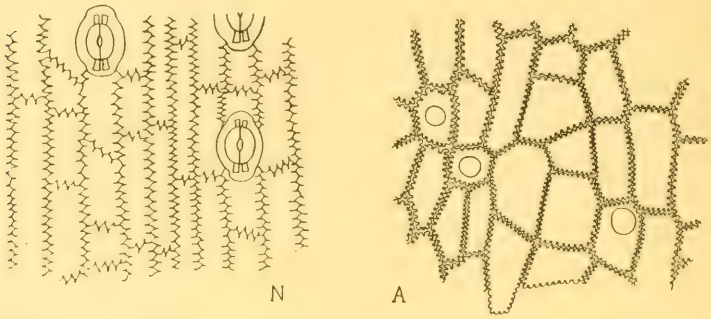


Fig. 53 (N). — Épiderme de la feuille normale de l'Épicea (gr. 150).
Fig. 54 (A). — Épiderme de la feuille anormale du même arbre (gr. 150).

Au bord de la cavité larvaire (en A'_3, fig. 52), les cellules épidermiques et sous-épidermiques, particulièrement influencées par la succion des larves de *Chermes*, sont allongées vers cette cavité, serrées les unes contre les autres et cloisonnées tangentiellement plusieurs fois. Leurs noyaux *n* sont volumineux, leur protoplasme très abondant et elles conservent des parois cellulosiques minces.

Le *canal sécréteur* de la feuille normale est situé au niveau du faisceau et au bord du limbe dans la portion la plus large de la section (*cs*, en N, fig. 49). Il n'existe plus dans la base hypertrophiée de l'aiguille et est remplacé par un véritable tissu sécréteur qui entoure le parenchyme. On trouve, en effet, autour de la section, un grand nombre de cellules fortement gonflées par la résine qu'elles contiennent et munies d'un gros noyau (*cs*, A_3, fig. 51) ; ces cellules sécrétrices sont cloisonnées le plus souvent et groupées en amas assez irréguliers autour d'un petit canal rempli de résine : elles constituent ainsi, de place en place, des canaux sécréteurs. Il va sans dire que ces canaux se formant dans des tissus pathologiques n'affectent pas toujours la régularité du canal sécréteur normal de la feuille : en particulier, les cellules de la gaîne manquent souvent et, quand elles existent, elles ne sont pas très nettement différenciées.

L'apparition de ce tissu sécréteur dans le parenchyme hypertrophié de la feuille est sans contredit la plus grande et la plus

curieuse modification qui se produise ici ; elle prouve avec quelle intensité les parasites agissent sur les tissus de leur hôte, car on sait que le tissu sécréteur est rebelle, en général, aux modifications provoquées par les agents extérieurs.

Vers la fin de l'année, la section transversale de l'aiguille hypertrophiée est encore intéressante (A_4, fig. 48) : les papilles de ses cellules épidermiques ont fortement cutinisé leurs épaisses membranes ; les canaux sécréteurs *cs* sont devenus irréguliers, quelques-uns même sont énormes et présentent des sections de 250 à 300 μ, visibles à l'œil nu. Un parenchyme scléreux *scl*, à parois minces, forme un anneau très épais, un peu plus développé du côté de la cavité larvaire. Les dimensions du faisceau libéro-ligneux sont restées les mêmes ; les fibres *p*, signalées plus haut, ont épaissi et lignifié leurs parois.

Étude de la déformation de la tige. — Le jeune rameau parasité a été récolté le 25 mai. Il est facile de se rendre compte des modifications apportées à sa structure en comparant une section pratiquée au travers de la région hyperplasiée à une autre section transversale faite, au même niveau, dans un rameau normal de même âge. La tige déformée (en A_5, fig. 58) est deux fois plus large que la tige saine (en N_5, fig. 57) ; ses ailes corticales sont beaucoup plus développées et le diamètre de son cylindre central est environ trois fois supérieur au diamètre normal (1,8 mm. au lieu de 0,6).

La région de la tige opposée à l'endroit où les *Chermes* se sont fixés s'hyperplasie peu : les faisceaux libéro-ligneux qu'elle contient sont légèrement grossis et l'écorce est épaissie par suite de l'allongement radial des cellules corticales externes.

Au contraire, du côté parasité, la tige subit dans toutes ses parties une hyperplasie considérable que montrent bien les figures d'ensemble 57 et 58, dessinées au même grossissement. Le détail des coupes est donné par les figures 59 et 60. Le dessin de A_5 (fig. 60), à cause de ses grandes dimensions, a été interrompu par places et indique seulement les régions les plus intéressantes depuis la moelle *m* jusqu'à la chambre larvaire *chl*.

Les faisceaux libéro-ligneux *flb* (en A_5, fig. 60) de la tige et les faisceaux foliaires *flb'* sont tous beaucoup plus développés que les faisceaux normaux : leurs vaisseaux ont un diamètre presque double

du diamètre normal (29 μ au lieu de 17 μ) et des parois plus épaisses; leur liber secondaire comprend 15 à 20 assises de cellules compri-

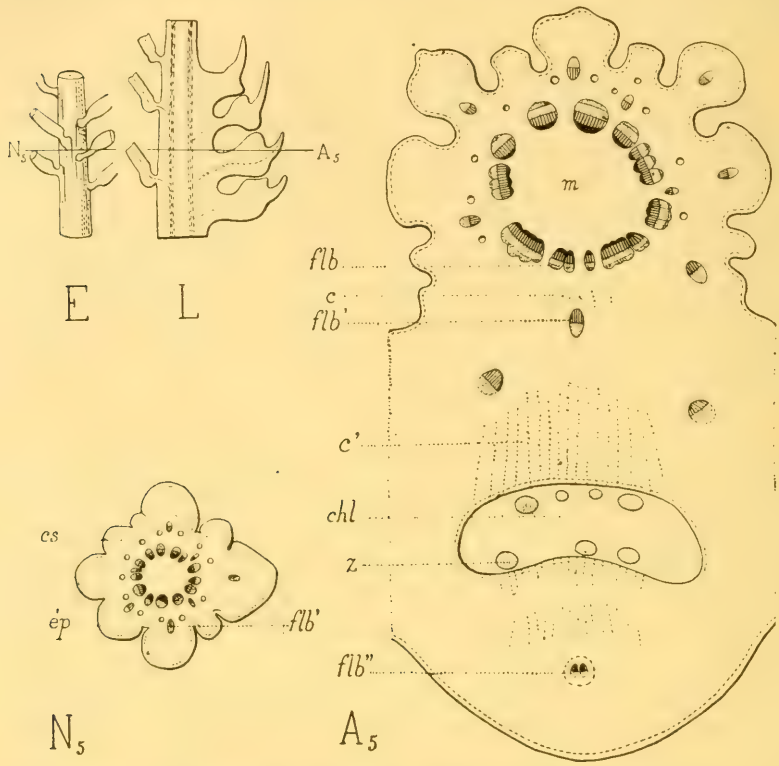


Fig. 55 (E). — Vue extérieure d'un jeune rameau normal d'Épicéa (gr. 5).

Fig. 56 (L). — Coupe longitudinale schématique d'un rameau anormal (gr. 5).

Fig. 57 (N_5). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).

Fig. 58 (A_5). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie (gr. 15).

flb, *flb'*, *flb''*, faisceaux libéro-ligneux ; *cs*, canal sécréteur ; *ép*, épiderme ; *m*, moelle ; *c*, *c'*, tissus en voie de cloisonnement ; *chl*, cavité larvaire ; *z*, Chermès.

mées radialement les unes contre les autres, au lieu d'une dizaine. Vers l'extérieur, les cellules péricycliques *p*, très irrégulières mais très développées, sont suivies par d'autres cellules *cs'*, à parois épaisses, à contours sinueux, situées dans la zone habituellement occupée par les canaux sécréteurs de la tige (*cs*, en N_5, fig. 59) et dont on ne retrouve que des vestiges.

Le faisceau foliaire *flb'* (fig. 60) est à une distance de la moelle deux ou trois fois plus grande que dans la tige normale, car il est repoussé vers l'extérieur par des cellules *c* allongées radialement et cloisonnées tangentiellement plusieurs fois; le cloisonnement de toutes les cellules qui entourent le faisceau est du reste assez actif.

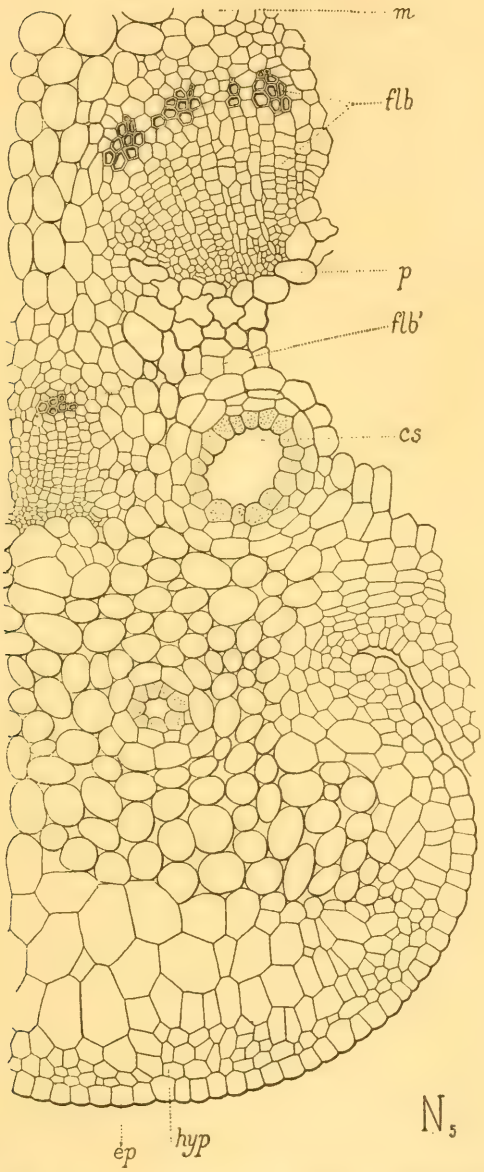


Fig. 59 (N_5). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 57 : *flb*, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *cs*, canal sécréteur ; *ép*, épiderme ; *hyp*, hypoderme ; *m*, moelle (gr. 150).

Au fur et à mesure qu'on se rapproche de la cavité larvaire *chl*, une grande hypertrophie des cellules corticales se manifeste ; celles-ci s'allongent dans une direction centrifuge, atteignent parfois 250 μ de longueur, et prennent jusqu'à quatre ou cinq cloisons tangentielles (comme au-dessous de *c'*) ; elles ont une paroi épaisse, bien distincte, cellulosique, et elles sont bourrées de gros amyloleucites.

Les cellules hypodermiques *hyp* se comportent comme les autres cellules corticales : au lieu d'être isodiamétriques et de

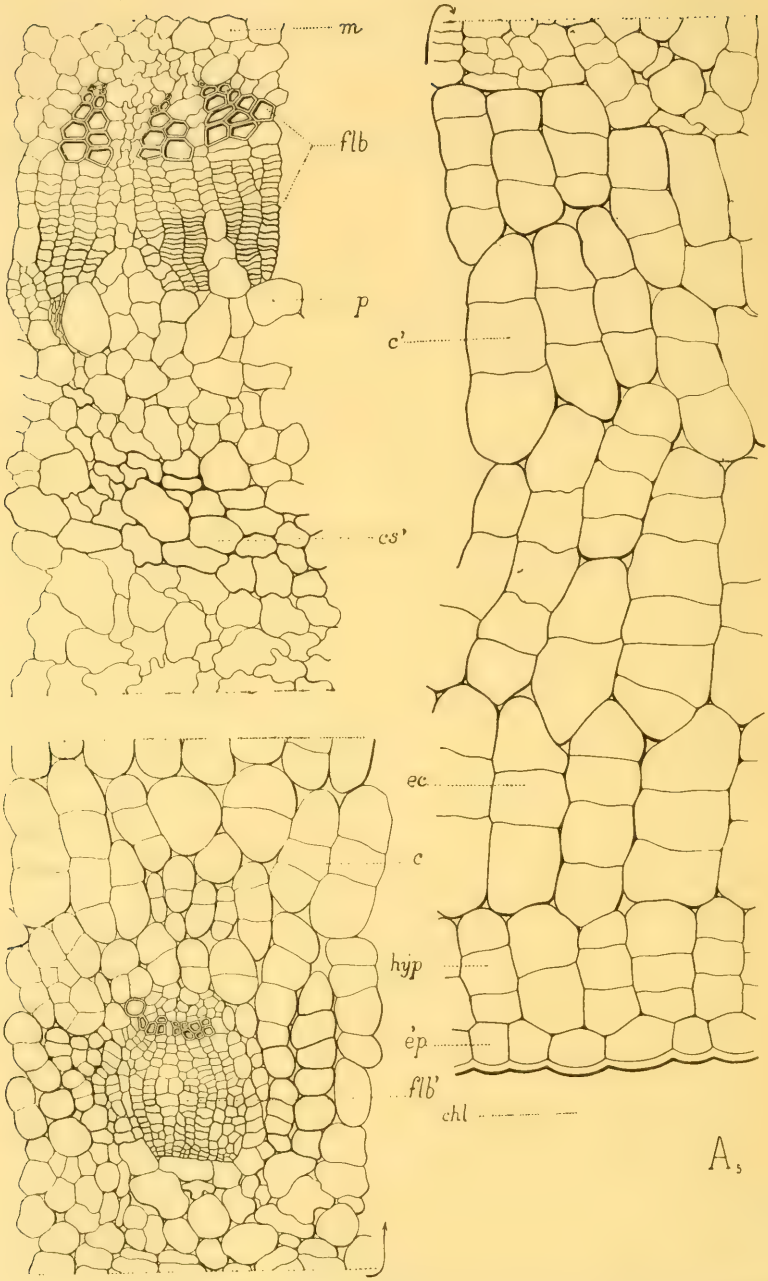


FIG. 60 (A5). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 58 (gr. 150).

n'avoir que 12 μ de diamètre en moyenne, elles sont allongées (110 μ) et cloisonnées transversalement une ou deux fois. L'action cécidogène a donc pour effet de faire apparaître un peu de périderme dans la partie la plus hyperplasiée de la tige.

Les cellules de l'épiderme *ép* sont très agrandies dans tous les sens (50 μ au lieu de 17) et fortement bombées vers la cavité larvaire ; leurs parois sont épaissies. Comme les cellules des assises précédentes, elles contiennent un abondant protoplasme et de gros noyaux hypertrophiés.

A droite et à gauche des cavités occupées par les *Chermes*, les tissus hyperplasiés de la région corticale de la tige se fusionnent avec ceux de la base de la feuille et il n'est plus possible de distinguer ce qui appartient à la tige ou à la feuille.

En résumé, ici, comme dans les autres cécidies étudiées précédemment, l'*action cécidogène* des *Chermes* s'est traduite, tant dans la tige que dans la feuille à l'aisselle de laquelle ils sont fixés, par un allongement très accentué (surtout dans la tige) des cellules corticales dans une direction rayonnante par rapport aux parasites et par l'apparition de cloisons perpendiculaires à cette direction. De plus, la présence d'une région non déformée de la tige a développé une *réaction végétale* qui a refoulé les tissus hyperplasiés vers l'extérieur et fait naître un plan de symétrie. Ce plan passe par l'axe de la tige et le milieu de la chambre larvaire.

2° Influence de la galle sur la croissance ultérieure du rameau et sur la ramification.

Première année. — Déjà, dès la première année, la galle modifie fortement la structure du rameau dont elle occupe et altère la partie basilaire. Ce rameau reste court et sa section, pratiquée au-dessus de la cécidie, est toujours plus petite qu'une section faite à travers un rameau normal du même âge ; son cylindre central, de diamètre également réduit, contient des faisceaux libéro-ligneux moins développés, des canaux sécréteurs moins réguliers, mais, par contre, des cellules péricycliques plus grandes.

Deuxième année. — Souvent, au printemps de la deuxième année, le petit rameau ne se développe plus : il a séché à l'automne

en même temps que la cécidie et a pris une teinte marron ; ses feuilles sont desséchées ou tombées.

Si le rameau ne meurt pas, il donne alors une nouvelle pousse pendant que la cécidie de l'année précédente et les aiguilles qu'elle porte continuent à se dessécher.

Une section transversale de la galle et de la tige faite à ce moment (en A_6, fig. 61) présente un bord encore cellulosique percé de grands trous irréguliers *cs*, qui sont d'anciens canaux sécréteurs; à l'intérieur de la coupe, tous les tissus entourant les faisceaux libéro-ligneux *flb'* et la cavité larvaire ont complètement sclérifié leurs cellules dès l'automne précédent. La tige, elle, est entourée par un anneau subéreux comprenant deux parties : une *région interne lgc* formée de liège cicatriciel qui sépare la tige des tissus desséchés de la galle et une *région externe lgt*, de structure normale, qui isole les coussinets foliaires, maintenant lignifiés.

Le cylindre central possède, dans cette tige âgée d'un an et demi, un anneau continu de gros faisceaux libéro-ligneux *flb* ; les faisceaux situés du côté de la galle sont un peu plus développés que les autres et riches en vaisseaux à parois épaissies.

Années suivantes. — La taille plus considérable que prennent les faisceaux situés du côté de la galle va s'accentuer de plus en plus, durant quelques années. Il faut, en effet, remarquer que, même pendant la deuxième et la troisième année, la cécidie fait toujours corps avec le rameau ; bien que desséchée, elle provoque encore du côté où elle est fixée un fonctionnement très actif de l'assise génératrice interne qui produit des couches ligneuses beaucoup plus épaisses que dans l'autre moitié de la tige ; ces couches annuelles sont presque exclusivement composées de fibres, ce qui rend leur délimitation assez difficile.

Une telle section, pratiquée au travers d'une tige de cinq ans et demi et représentée schématiquement en A_7 (fig. 65), est très instructive à cet égard : on y voit fort bien encore le plan de symétrie qui s'était dessiné dès la première année, quand la galle était fraîche, et qui n'a fait que s'accentuer depuis. La zone d'insertion de la galle se distingue facilement par son irrégularité, car toute la région opposée offre un contour régulier, presque circulaire, limité par une couche de liège *lgt*.

La figure 62 (en E) représente l'aspect extérieur de la galle encore

soudée au rameau âgé de cinq ans et demi dont on vient de voir la structure ; la figure 63 (F) montre la petite surface *lgc* suivant laquelle la galle était fixée au rameau par sa partie inférieure : c'est au niveau de cette couche cicatricielle que la coupe A_7 (fig. 65) a été pratiquée. Enfin la figure 64 (G) représente la galle vue à l'intérieur.

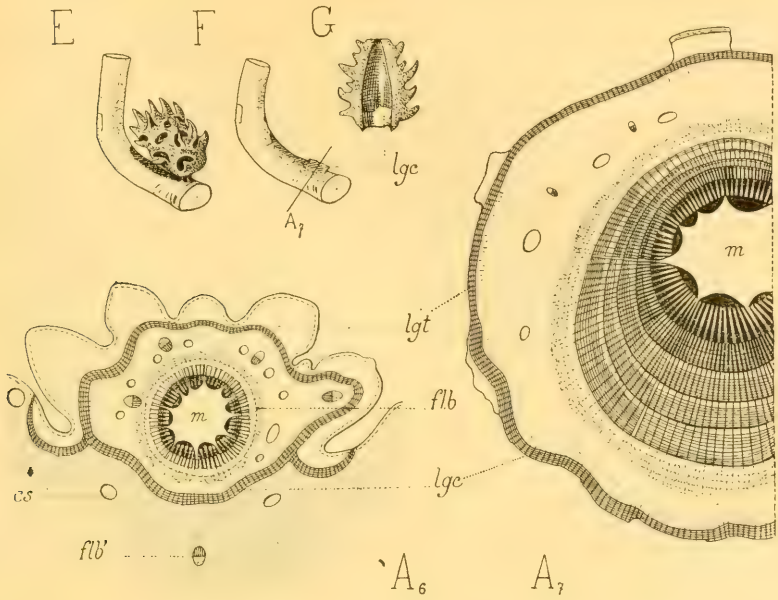


Fig. 61 (A_6). — Coupe transversale schématique d'un rameau d'Épicéa indiquant les relations qui existent entre la tige et la cécidie pendant la seconde année (gr. 15).

Fig. 62 (E). — Cécidie desséchée encore fixée au rameau âgé de cinq ans et demi (gr. 0,5).

Fig. 63 (F). — Rameau débarrassé de la cécidie (gr. 0,5).

Fig. 64 (G). — Cécidie desséchée montrant la petite surface *lgc* par laquelle elle était encore fixée au rameau (gr. 0,5).

Fig. 65 (A_7). — Coupe transversale schématique du rameau âgé de cinq ans et demi (gr. 15).

flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *cs*, canal sécréteur ; *lgt*, liège de la tige ; *lgc*, liège cicatriciel.

Pendant les années suivantes (septième, huitième et neuvième années, par exemple), quand la galle est tombée, la section du rameau redevient presque circulaire (avec un diamètre de 7 à 9 mm.) et les couches annuelles reprennent peu à peu leur régularité.

Cependant les choses ne se passent pas ainsi dans la plupart des cas. On remarque, en effet, que le rameau est, dès la fin de la première année, quand la galle se dessèche, incurvé du côté de la cécidie qu'il enserre de plus en plus (fig. 42). Les années suivantes, si on enlève la galle sèche, on voit alors dans la partie concave du

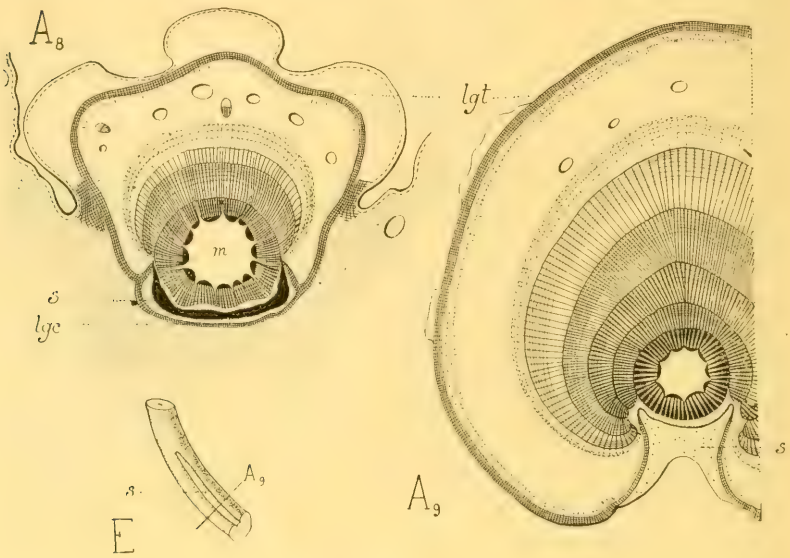


Fig. 66 (E). — Rameau d'Épicéa âgé de cinq ans et demi et débarrassé de la cécidie (gr. 0,5).

Fig. 67 (A8). — Coupe transversale schématique indiquant les relations qui existent entre la tige et la cécidie pendant la troisième année (gr. 15).

Fig. 68 (A9). — Coupe transversale schématique du rameau âgé de cinq ans et demi (gr. 15).

m, moelle ; *s*, sillon ; *lgt*, liège de la tige ; *lgc*, liège cicatriciel.

rameau un large sillon longitudinal *s* (en E, fig. 66), de 20 à 30 mm. de largeur, présentant en son milieu un petit bourrelet allongé recouvert de résine.

Il arrive souvent, en effet, qu'à la fin de la première année une dessication brusque de la galle a lieu. Cette dessication détermine une rupture transversale entre l'anneau vasculaire qui est très résistant et le tissu gallaire qui l'est moins ; cette rupture ayant détruit l'assise génératrice interne empêche, du côté de la galle, toute nouvelle production de tissus secondaires les années suivantes :

d'où l'apparition du sillon longitudinal *s*. L'activité de l'assise génératrice se manifeste alors vers l'extérieur, sur la face opposée de la tige, et produit d'épaisses assises de bois secondaire qui provoquent la courbure du rameau vers la galle.

La figure 67 (A_8) représente une tige de deux ans et demi où le phénomène se manifeste déjà depuis plus d'une année. L'autre dessin (A_9, fig. 68) donne l'aspect d'une tige pareillement déformée, mais plus âgée de trois ans : comme dans la figure précédente, on y voit

R_1 R_2

Fig. 69 (R_1). — Rameau normal d'Épicéa âgé de deux ans et demi (gr. 0,5).
Fig. 70 (R_2). — Rameau anormal de même âge, déformé par une cécidie située à la base (gr. 0,5).

les couches annuelles de bois secondaire, très épaisses vers l'extérieur dans le plan médian, aller en s'atténuant à leurs deux

extrémités proches du sillon *s*; ces couches empiètent chaque année sur le sillon et finissent même par le combler. Le rétablissement d'un anneau ligneux continu est alors opéré.

R_3

Fig. 71. (R_3). — Rameau anormal de même âge que les précédents, mais dont la croissance a été arrêtée par suite de la présence de deux cécidies (gr. 0,5).

Modifications dans la ramification. — Sous l'influence des cécidies du *Chermes abietis*, les rameaux peuvent se raccourcir, changer leur orientation ou disparaître.

a) *Raccourcissement.* — Par suite de la présence d'une ou plusieurs galles, les rameaux restent en général très courts. Les figures 69, 70 et 71 représentent un rameau normal (R_1), âgé de deux ans et demi, et deux rameaux du même âge portant l'un (R_2) une seule galle, l'autre (R_3) deux cécidies. R_3 est complètement déformé par la présence des galles; il est très raccourci et n'atteint que la moitié de la taille du rameau normal R_1 (90 mm. au lieu de 210).

b) *Désorientation.* — Nous avons vu plus haut que la présence de la galle à la base du rameau le courbe le plus souvent. Si une telle influence se fait sentir pendant plusieurs années, le rameau peut changer complètement son orientation et se diriger vers le tronc du *Picea* au lieu de s'étaler au dehors: tel est le cas représenté par la figure 72 (p. 187), en R_4. Souvent, en se courbant ainsi, les rameaux attaqués quittent le plan horizontal déterminé par les autres rameaux restés sains et donnent aux branches un aspect buissonneux.

c) *Disparition.* — Enfin, une ramification très irrégulière résulte souvent de ce que les petits rameaux latéraux d'un an ou de deux ans, attaqués fortement, peuvent se dessécher et disparaître. C'est ce qui est arrivé au rameau R_5 (fig. 73, p. 187) qui ne s'est développé que d'un côté.

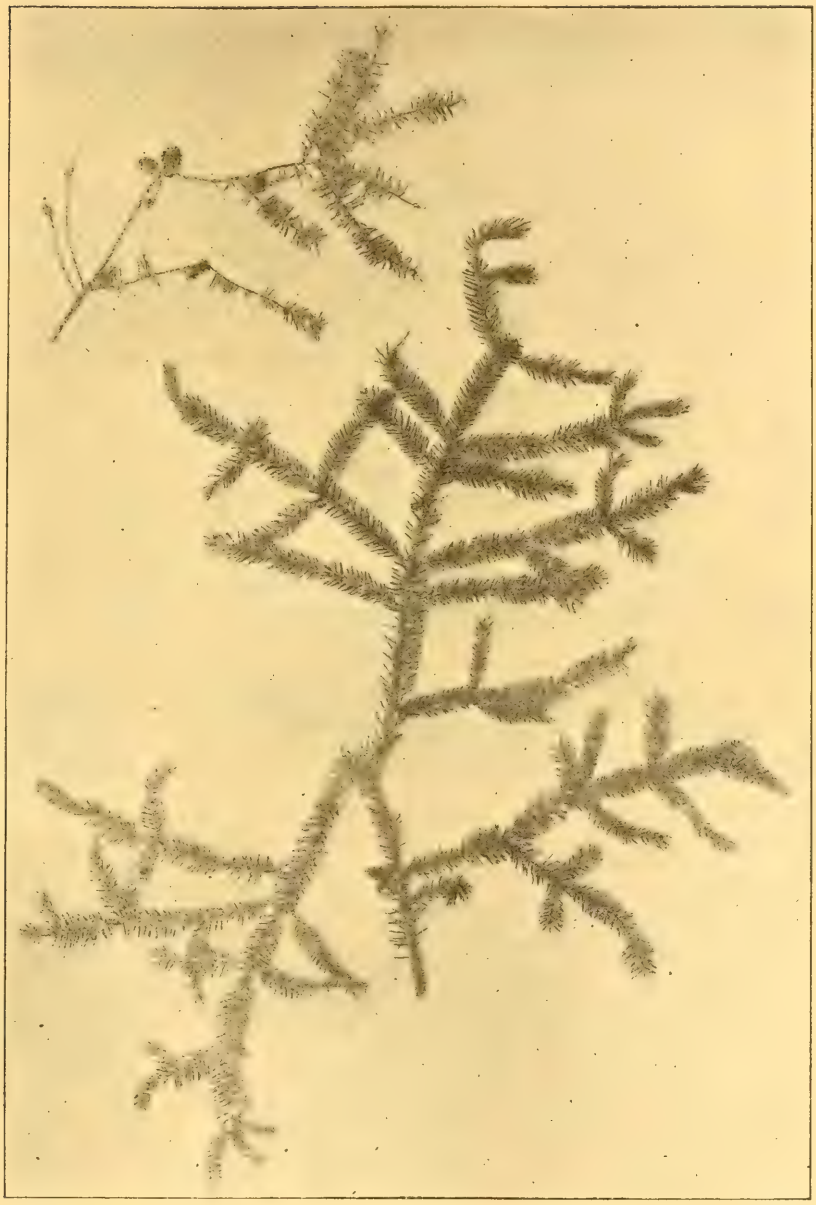


Fig. 72 (R_4). — Rameau anormal d'Épicéa, dont la partie gauche a été désorientée par suite de la présence d'une cécidie (gr. 0,2).

Fig. 73 (R_5). — Branche âgée du même arbre, dont tous les rameaux de gauche ont été arrêtés dans leur développement (gr. 0,2).

Ces trois sortes de modifications se rencontrent à la fois sur les *Picea excelsa* attaqués par de nombreuses galles et leur ramification devient très compliquée. J'en ai vu de beaux échantillons dans le parc du Laboratoire de Fontainebleau pendant l'été de 1902.

En résumé, sous l'influence du *Chermes abietis*, la tige et les feuilles du *Picea excelsa* subissent les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait sentir sur la tige et la feuille qui s'hyperplasient et donnent une cécidie latérale dont le plan de symétrie coïncide avec celui de l'aiguille;*

2° *Les tissus gallaires résultent surtout de l'allongement radial des cellules corticales de la tige ou des cellules parenchymateuses de la feuille et de leur cloisonnement perpendiculaire ;*

3° *Les canaux sécréteurs de la tige disparaissent du côté de la cavité larvaire; par contre, il se produit un abondant tissu sécréteur dans la région hyperplasiée des aiguilles ;*

4° *Le rétablissement de la structure normale du rameau se fait lentement après la disparition de la cécidie et suivant deux procédés ;*

5° *Les modifications que la galle entraîne dans la ramification sont caractérisées par le raccourcissement, la désorientation ou la disparition des rameaux.*

Résumé du Chapitre I, relatif aux cécidies caulinaires latérales produites par un parasite externe.

Cherchons maintenant quels sont les caractères communs et quelles sont les ressemblances que présentent les quatre cécidies dont nous venons de faire l'étude détaillée.

Caractères communs. — Ce sont les suivants :

1° Le parasite est extérieur à la tige et situé contre l'épiderme ;

2° L'action cécidogène qu'il engendre se traduit dans la région avoisinante par l'hypertrophie de tous les tissus,

particulièrement de l'écorce et de l'anneau vasculaire ;

3° Les tissus gallaires qui résultent de cette hypertrophie sont refoulés par la portion non déformée de la tige et produisent une saillie latérale ayant un plan de symétrie. Ce plan est déterminé par le parasite et par la génératrice opposée de la tige ; il passe par l'axe du rameau ;

4° L'action cécidogène s'étend parfois à la moelle.

Les figures 75 et 76 représentent schématiquement une galle du premier chapitre en section longitudinale (L) et en section transversale (T). Le parasite z, placé extérieurement contre l'épiderme,

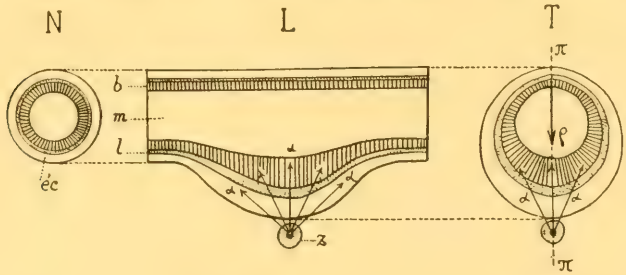


Fig. 74 à 76 (N, L, T). — Schémas indiquant les relations qui existent entre la tige et la cécidie, dans le cas où le parasite z est situé en dehors de l'écorce et fixé contre l'épiderme.

b, bois ; *l*, liber ; *m* moelle ; *éc*, écorce ; α, action cécidogène ; ρ, réaction végétale ; π, plan de symétrie.

développe dans toutes les directions une *action cécidogène* α qui agit surtout sur la moitié inférieure de la tige ; la moitié supérieure non modifiée produit une *réaction végétale* ρ. Enfin le *plan de symétrie* π est indiqué par un trait vertical interrompu.

Ressemblances. — Les deux premiers parasites dont nous avons étudié les galles sont des Hémiptères assez petits et isolés ; la réaction qu'ils déterminent est égale et opposée à leur action cécidogène et, par suite, faible ; elle se traduit par un simple renflement fusiforme.

Dans la troisième cécidie examinée, celle du *Brachypodium*, la larve est très grande par rapport aux précédentes puisqu'elle atteint 4 mm. de longueur sur 1 mm. de largeur ; aussi son action

cécidogène est-elle autrement puissante et la réaction due au végétal produit-elle autour de la tige deux bourrelets très gros; l'un de ces bourrelets mesure même 5 mm. de diamètre.

Dans les deux dernières galles étudiées (celle du *Fraxinus* et celle du *Picea*), les parasites sont nombreux : la réaction végétale est alors tellement intense que les bourrelets qui se forment autour des larves de *Perrisia* et de *Chermes* les entourent complètement ; il se constitue dans les deux cas une cavité larvaire qui reste en rapport avec le milieu extérieur par une ouverture étroite et allongée.

CHAPITRE II.

CÉCIDIES CAULINAIRES LATÉRALES PRODUITES PAR UN PARASITE SITUÉ DANS L'ÉCORCE.

Il y a fort peu de zoocécidies produites par des animaux vivant dans le tissu cortical. On ne peut guère citer comme bien caractéristiques que les renflements des tiges du *Pinus silvestris* L. ou de l'*Obione pedunculata* Moq., dus tous deux à l'action d'Eriophyides. M. Molliard [99, 02] en a fait récemment l'étude anatomique; aussi me contenterai-je de donner ici quelques détails complémentaires sur la première de ces galles.

Pinus silvestris L.

Cécidie produite par l'*Eriophyes pini* Nal.

Depuis 1836, le célèbre forestier allemand Th. Hartig a signalé sur les branches du Pin silvestre, âgées de deux ou trois ans, des nodosités dont la taille varie de celle d'un pois à celle d'une noisette. Examinées jeunes, c'est-à-dire quelques mois après leur apparition, ces galles montrent très nettement en section une hypertrophie fort accusée du parenchyme cortical. Au centre de l'épaississement une cavité irrégulière contient les Eriophyides.

L'action cécidogène se fait sentir jusqu'à une certaine distance, autour de la cavité larvaire, sur les cellules de l'écorce qui se cloisonnent activement. Elle s'étend aussi à la portion de l'anneau libéro-ligneux voisine des parasites: les éléments ligneux et libériens augmentent en nombre et l'épaisseur de cette zone peut devenir double de celle de la région vasculaire opposée. Cette dernière région ne se modifie pas et joue, ici comme dans les cas précédemment étudiés, le rôle de point d'appui; tous les tissus hypertrophiés par l'action cécidogène émanée des Eriophyides font saillie sur le côté de la tige, au fur et à mesure qu'ils augmentent de volume, et produisent un renflement unilatéral. La galle possède ainsi un plan de symétrie déterminé par le centre de la cavité

larvaire et par la génératrice médiane de la région non modifiée de la tige. Ce plan est nettement visible dans la figure 79.

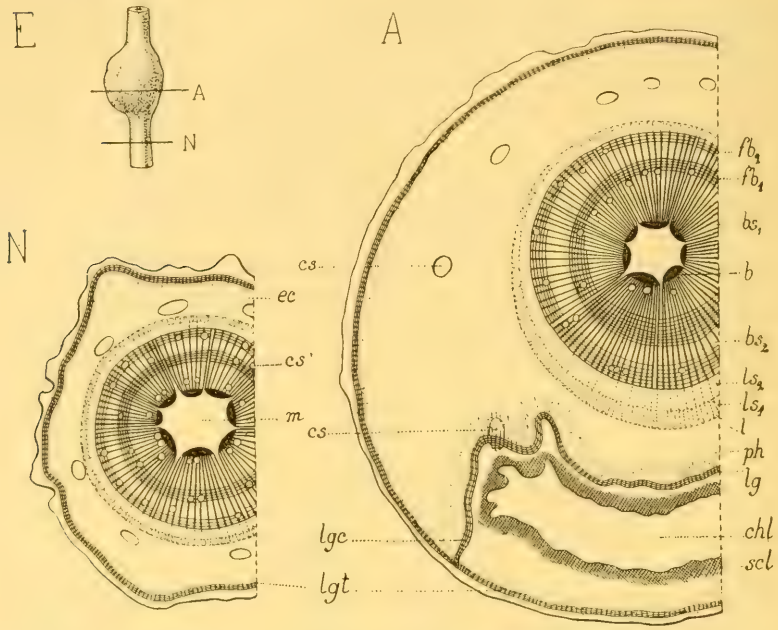


Fig. 77 (E). — Aspect de la cécidie de la tige de Pin silvestre (gr. 1,5).

Fig. 78 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale du même arbre (gr. 15).

Fig. 79 (A). — Schéma de la coupe transversale de la tige anormale (gr. 15).

b, bs_1, bs_2, bois ; *l*, ls_1, ls_2, liber ; fb_1, fb_2, fibres ligneuses ; *cs*, *cs'*, canaux sécréteurs ; *m*, moelle ; *éc*, écorce ; *lgt*, liège de la tige ; *lgc*, liège cicatriciel ; *lg*, liège ; *ph*, phelloderme ; *scl*, tissu sclérifié ; *chl*, chambre larvaire.

Les principales modifications que la présence des parasites apporte dans la structure de la tige sont les suivantes :

a) Les cellules corticales se cloisonnent activement dans tous les sens, mais le contour des cellules primitives reste plus épais et plus visible que les cloisons secondaires ; ceci tient sans doute à ce que la différenciation de ces cellules était très avancée quand l'action à distance des Eriophyides s'est fait sentir sur elles ;

b) Les canaux sécréteurs corticaux situés dans le tissu gallaire peuvent cloisonner les cellules de leur gaîne et même leurs cellules

sécrétrices ; c'est le deuxième exemple que nous rencontrons d'une modification intense de ce tissu ;

c) Le phelloderme se cloisonne tangentiellement et peut offrir des files radiales composées de trois ou quatre cellules, au lieu d'une seule qu'elles comportent à l'état normal ;

d) Le bois de la région hypertrophiée présente dans chaque couche annuelle plusieurs zones d'éléments à parois épaisses et à parois minces, ce qui ne permet plus de distinguer aussi facilement les couches d'automne et de printemps, d'ordinaire si nettes.

Cicatrisation de la plaie. — Quand les parasites quittent la galle, avant que les cellules des tissus gallaires ne se dessèchent, une assise subéro-phellodermique (*lg* et *ph*, en A, fig. 79) s'établit autour

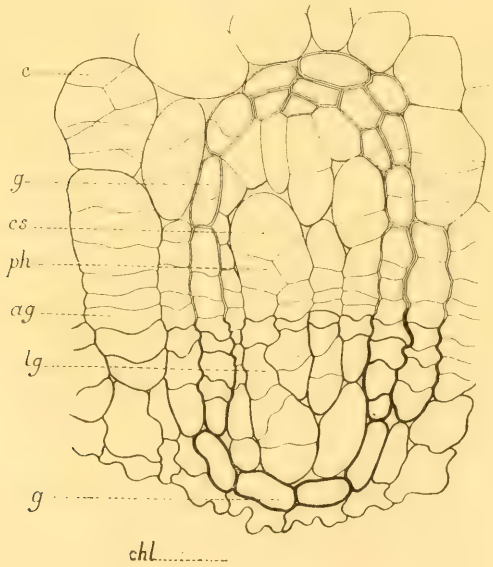


Fig. 80. — Canal sécréteur cortical de la tige de Pin comblé par le liège cicatriciel (*lg* et *ph*) qui entoure la cavité larvaire *chl* ; *g*, cellule de la gaîne; *cs*, cellule sécrétrice ; *ag*, assise génératrice ; *c*, cellule corticale.

de la chambre larvaire *chl*, un peu en arrière des cellules mortes *scl* dont les Eriophyides se nourrissaient. Cette assise cicatrise la plaie produite par les parasites et protège ainsi l'axe de la tige ; c'est

surtout son phelloderme qui se développe et il peut présenter des files de 8 à 15 cellules.

Enfin, la couche cicatricielle s'établit aussi bien dans les tissus sécréteurs que dans les autres : la figure 80 représente un canal sécréteur très hypertrophié dans lequel les cellules sécrétrices *cs*, situées du côté de la cavité larvaire *chl*, ont été cloisonnées en cellules subéreuses *lg* lignifiées et en cellules phellodermiques *ph* à parois minces restées cellulosiques. Les cellules de la gaîne *g* subissent la même différenciation et les cellules corticales situées aux environs, en *c* par exemple, peuvent aussi présenter, en outre des cloisons qu'elles possédaient déjà, de nouvelles cloisons de phelloderme.

Pendant les années qui suivent le départ des Acariens, le fonctionnement de l'assise génératrice interne se régularise peu à peu autour de l'anneau libéro-ligneux, et les nouvelles couches de bois qui prennent naissance ont partout la même épaisseur. La coupe d'une tige âgée de six à huit ans, où un faible renflement révèle encore la présence d'une ancienne galle, accuse seulement dans sa partie centrale le plan de symétrie que possédait le tissu vasculaire pendant les deux ou trois premières années.

Influence de la galle sur le rameau. — Il est encore intéressant de rechercher si la présence de la galle altère la portion de tige qui la surmonte. Des coupes transversales pratiquées au-dessus et au-dessous de la cécidie que porte un rameau de deux ans et demi montrent, dans les différentes couches ligneuses annuelles, le nombre suivant de cellules :

	PREMIÈRE ANNÉE		DEUXIÈME ANNÉE	
	Printemps	Automne	Printemps	Automne
Au-dessus de la galle.....	13	14	5	9
Au-dessous de la galle.....	16	18	6	9

La présence de la galle entraîne aussi, pour la partie supérieure du rameau, un diamètre plus faible et un anneau ligneux moins épais.

En résumé, sous l'influence de l'*Eriophyes pini*, la tige du *Pinus silvestris* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène détermine l'hyperplasie du tissu cortical et la production d'une saillie latérale ayant un plan de symétrie ;*

2° *Les cellules corticales sont cloisonnées et leur contour primitif reste distinct ;*

3° *Les canaux sécréteurs peuvent être modifiés ;*

4° *Le bois est plus développé du côté des parasites, les zones de printemps et d'automne sont moins nettes ;*

5° *Au-dessus de la galle, la structure du rameau est altérée :*

6° *La cavité larvaire se cicatrise par un tissu subéro-phellodermique à phelloderme très développé.*

Résumé du Chapitre II, relatif aux cécidies caulinaires latérales produites par un parasite situé dans l'écorce

Les faits les plus remarquables sont les suivants :

1° Le parasite est situé dans l'écorce ;

2° L'action cécidogène qu'il engendre se traduit principalement par l'hypertrophie du tissu cortical ;

3° Le tissu gallaire produit est refoulé par la portion non déformée de la tige et donne une saillie latérale ayant un plan de symétrie. Ce plan est déterminé par le centre de la cavité larvaire et la génératrice opposée de la tige ; il passe également par l'axe du rameau ;

4° L'action cécidogène s'étend aussi, dans une certaine mesure, à l'anneau libéro-ligneux.

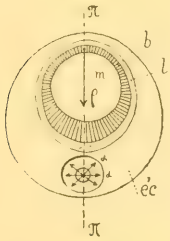


Fig. 81. — Schéma indiquant les relations qui existent entre la tige et le parasite, quand celui-ci est situé dans l'écorce *éc*.

b, bois ; *l*, liber ; *m*, moelle ; α, action cécidogène ; ρ, réaction végétale ; π, plan de symétrie.

La figure 81 représente schématiquement le mode de formation des galles corticales.

CHAPITRE III.

CÉCIDIES CAULINAIRES LATÉRALES PRODUITES PAR UN PARASITE SITUÉ DANS LES FORMATIONS SECONDAIRES LIBÉRO-LIGNEUSES

Les Catalogues donnant la nomenclature des Cécidies énumèrent de nombreux cas de déformations caulinaires dans lesquelles la cavité larvaire est située au niveau de la région cambiale. Les larves trouvent là un excellent milieu pour se développer puisqu'elles sont à proximité d'abondants tissus dans lesquels circulent la sève brute et la sève élaborée; de plus, elles peuvent exciter l'assise génératrice interne dont le fonctionnement exagéré leur procure des tissus riches en protoplasme, à parois tendres ne se lignifiant pas.

Malgré les travaux de systématique très nombreux sur ce sujet et malgré l'intérêt tout particulier que ces galles présentent par suite de la position topographique du parasite, aucun mémoire n'a paru donnant l'anatomie de quelques-unes de ces productions et surtout indiquant de quelle façon les tissus gallaires prennent naissance.

On trouve quelques renseignements anatomiques peu étendus, disséminés dans la deuxième édition des Maladies des Plantes de Frank [96], concernant les cécidies caulinaires des Saules (p. 107-109), des Ronces (p. 113 et 222). G. Hieronymus [90] a complété la description d'une dizaine de galles appartenant à ce chapitre par quelques courtes données anatomiques, non accompagnées de figures; ses meilleurs renseignements se rapportent aux cécidies produites par l'*Andricus Sieboldi* (n° 642 *a*), l'*Andricus trilineatus* (n° 643), le *Diastrophus rubi* (n° 736), l'*Aulax tragopoginis* (n° 737), le *Cecidomyia salicis* (n° 515), le *Diplosis tiliarum* (n° 574), le *Ceuthorrhynchus sulcicollis* (n° 795), etc. Fockeu [90] et C. Massalongo [93a, n° 172] se sont occupés de galles produites par ce dernier parasite.

Tilia silvestris Desf.

Cécidie produite par le *Contarinia tiliarum* Kieff.

Ce diptère produit des renflements verdâtres, ovoïdes, uni ou pluriloculaires sur presque toutes les parties des pousses et des inflorescences du Tilleul silvestre. Ces renflements atteignent jusqu'à 15 mm. de diamètre sur les jeunes rameaux de l'année ; ils ont 8 à 10 mm. tout au plus sur les pédoncules floraux et enfin ils sont toujours assez petits sur le pétiole des feuilles, sur la nervure du limbe ou sur la bractée de l'inflorescence.

1° Galle de la tige.

La galle que j'ai étudiée a été récoltée au mois de juin; elle constitue une proéminence hémisphérique latérale de la tige et atteint 4,8 mm. d'épaisseur; la tige normale du même âge n'a que 2,3 mm. de diamètre.

Structure de la tige normale. — La section transversale du jeune rameau comporte un anneau vasculaire continu comprenant un très grand nombre de faisceaux libéro-ligneux *flb* (en N, fig. 83), pressés les uns contre les autres, et séparés par des rayons médullaires *rm* (en N, fig. 87) composés d'une ou deux files de cellules riches en grains d'amidon.

Chaque petit faisceau comporte un ou plusieurs pôles ligneux *pb* très nets, noyés au milieu des petites cellules de la zone périmédullaire *pm*, et suivis de métaxylème *mb*, puis de vaisseaux de bois secondaire *bs*, en petit nombre ; dans le liber secondaire *ls*, des fibres libériennes lignifiées *fl* à parois minces apparaissent. En dehors, un paquet de 20 à 30 fibres péricycliques *fp* complète l'ensemble du faisceau.

La moelle *m* (en N, fig. 83) est composée de grandes cellules remplies d'air groupées en rosette autour de cellules isolées plus petites, à contenu brunâtre ; dans sa zone externe elle possède 13 à 15 cellules gommeuses *go*, de tailles variées, mais pouvant atteindre 110 à 130 μ de diamètre.

L'écorce est épaisse ; elle comprend plusieurs assises de grosses cellules aplaties faisant suite à l'endoderme, puis des cellules plus

petites, arrondies, collenchymateuses *co* (en N, fig. 87). Elle possède aussi des cellules gommeuses *go*, un peu plus petites que celles de la moelle, mais en nombre double (25 à 30). Enfin l'épiderme *ép* a une paroi externe très épaisse et cutinisée.

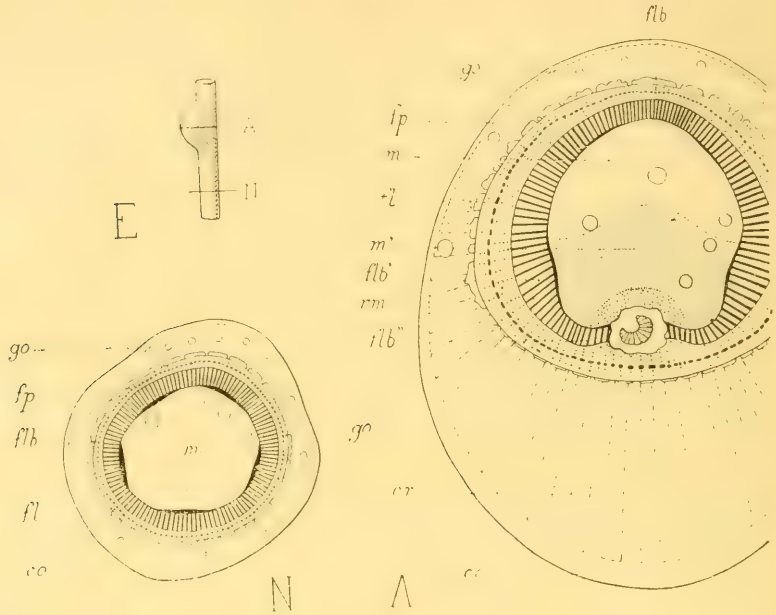


Fig. 82 (E). — Aspect de la cécidie caulinaire du Tilleul (gr. 1).
Fig. 83 (N). — Coupe transversale schématique de la tige saine (gr. 15).
Fig. 84 (A). — Coupe transversale schématique de la tige parasitée (gr. 15).
flb, *flb'*, *flb''*, anneau vasculaire ; *fl*, fibres libériennes ; *fp*, fibres péricycliques ; *rm*, rayon médullaire ; *m*, *m'*, moelle ; *go*, cellule gommeuse ; *co*, collenchyme ; *cr*, cellules rayonnantes.

Structure de la galle. — La section transversale passant par le milieu de la cécidie a la forme d'un ovale (en A, fig. 84) dont le petit bout contient l'anneau vasculaire à peu près circulaire. Cet anneau a un diamètre double de celui qu'il possède dans la tige normale ; ses faisceaux libéro-ligneux *flb*, situés dans la partie de la tige qui a été peu altérée (petit bout de l'ovale), sont simplement écartés les uns des autres par l'hypertrophie des rayons médullaires et un peu allongés. Au contraire, les faisceaux *flb'*, *flb''* de la région opposée sont beaucoup plus longs que les faisceaux normaux et très écartés les uns des autres par un parenchyme lignifié.

La cavité larvaire, de contour irrégulier, est située au milieu d'une région non lignifiée, plongée dans la partie la plus épaisse *flb''* de l'anneau vasculaire. Elle est comprise entre deux zones fortement lignifiées, l'une interne *m'* située dans la moelle et composée de grandes cellules à parois épaisses, ponctuées, l'autre externe *cr* comprenant des cellules corticales allongées vers l'extérieur.

De cet examen rapide, on peut conclure que l'excitation cécidogène, produite par la larve de *Contarinia* située dans l'assise génératrice, a causé l'hyperplasie des tissus environnants et surtout l'allongement des cellules corticales dans une direction rayonnante par rapport au parasite. Cette action cécidogène diminuant au fur et à mesure qu'on s'écarte de la larve, il en résulte que la région de l'anneau vasculaire et de l'écorce la plus éloignée du parasite n'est pas modifiée ; cette région joue alors le rôle de point d'appui et oblige les tissus hyperplasiés à se développer du côté de la larve. Il se produit ainsi une saillie latérale munie d'un plan de symétrie (fig. 84). Ce plan est déterminé par le centre de la cavité larvaire et par la génératrice verticale de la région non déformée de la tige ; il passe par l'axe du rameau.

Le dessin d'ensemble A (fig. 84) montre que, dans toutes les directions (dans l'écorce comme dans la moelle), l'action cécidogène se fait sentir jusqu'à la même distance de la larve. Le contour de la galle peut alors être considéré comme étant la courbe enveloppe de deux cercles : l'un d'eux (*ce*, fig. 85) représente la section normale de la tige ; l'autre *ce'* a son centre placé en un point *z* de l'assise génératrice interne *agi* de la tige et un rayon porportionnel à l'action cécidogène du parasite. Dans le cas présent, le rayon du cercle cécidogénétique est un peu supérieur au rayon de la tige et la courbe enveloppe a une forme ovalaire.

Il est intéressant de remarquer en outre combien différent est l'effet de cette action cécidogène selon qu'elle s'exerce à l'intérieur de l'assise génératrice ou bien à l'extérieur. En dehors, l'influence parasitaire agit sur le tissu cortical interne qui est homogène et dont tous les éléments, subissant la même différenciation, s'étirent en longues cellules. En dedans de l'assise génératrice, les tissus sont plus variés ; ils sont aussi plus résistants en raison de leur forme et de leur facilité à se lignifier : c'est ainsi que le tissu ligneux comprend

des vaisseaux allongés suivant l'axe de la tige, qui peuvent difficilement s'élargir et qui augmentent peu en diamètre ; seuls les éléments courts parenchymateux s'hypertrophient considérablement.

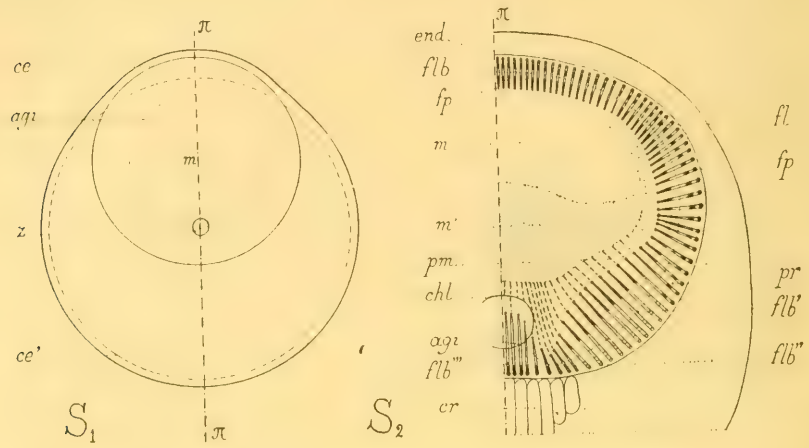


Fig. 85 (S_1). — Schéma montrant que le contour de la cécidie caulinaire du Tilleul est la courbe enveloppe du cercle de la tige *ce* et du cercle cécidogénétique *ce'*.

Fig. 86 (S_2). — Schéma de la moitié droite du cylindre central de la tige déformée.

Mêmes lettres que précédemment ; *agi*, assise génératrice interne ; *end*, endoderme ; *pm*, zone périmédullaire ; π, plan de symétrie ; *z*, larve.

Examinons maintenant d'un peu plus près comment se sont opérées toutes ces modifications et commençons par la région vasculaire, la plus importante, puisque c'est là que l'altération a débuté.

Les faisceaux libéro-ligneux de la portion de la tige opposée à la cavité larvaire (en *flb*, fig. 86) ont une taille double des faisceaux normaux, taille qui tient surtout au développement de leurs formations secondaires (11 à 15 vaisseaux de bois secondaire par file au lieu de 5 ou 6).

Au fur et à mesure qu'on se rapproche de la cavité larvaire, les formations secondaires augmentent encore en nombre, et c'est à une petite distance de la cavité, en *flb'*, que l'hypertrophie des éléments vasculaire est la plus grande. Là, les faisceaux s'allongent beaucoup et y acquièrent une taille trois ou quatre fois supérieure à celle qu'ils avaient normalement (0,54 mm. au lieu de 0,17 seulement). L'hypertrophie des rayons médullaires est très accentuée aussi,

car leurs cellules peuvent non seulement se multiplier, mais encore atteindre quatre ou cinq fois les dimensions normales. Il en résulte que les faisceaux sont écartés les uns des autres de 100 μ (au lieu de 17 μ) et constituent de longs fuseaux de deux files de vaisseaux tout au plus.

L'un de ces faisceaux libéro-ligneux a été représenté en détail dans la figure 88 (en A), à côté d'un faisceau normal. Autour de chaque pôle ligneux *pb*, les cellules périmédullaires *pm* sont allongées fortement et accentuent la disposition étoilée qu'elles possèdent dans la tige normale ; il en est de même pour les cellules des rayons médullaires *rm* comprises entre les vaisseaux primaires de deux faisceaux voisins. Toutes ces cellules, tant périmédullaires *pm* que conjonctives *rm*, sont également épaissies, fortement lignifiées et leurs parois munies de grandes ponctuations ovalaires de tailles variées.

Le bois secondaire *bs* du faisceau est formé de gros vaisseaux à parois minces restées cellulosiques. Plus à l'extérieur, en dehors de l'assise génératrice interne *agi*, les fibres libériennes *fl* constituent un petit amas allongé, serré entre les cellules des rayons médullaires *rm'* : elles ont des parois épaisses et lignifiées. Enfin, au delà du liber primaire *l*, les fibres péricycliques *fp* ont augmenté leur taille (29 μ au lieu de 12 μ) et l'épaisseur de leurs parois, sans varier sensiblement en nombre.

A partir de ce niveau *flb'* (fig. 86), où les faisceaux libéro-ligneux atteignent leur plus grande taille, on les voit diminuer beaucoup en longueur au fur et à mesure qu'on se rapproche de la cavité larvaire ; leurs pôles ligneux se serrent de plus en plus les uns contre les autres tandis que la lignification des vaisseaux du bois primaire et des cellules périmédullaires s'accentue. Au contraire, à l'extrémité opposée des faisceaux, les pôles libériens s'écartent les uns des autres ; les éléments libériens s'amincissent et se développent peu ; les fibres libériennes apparaissent à peine et ne se lignifient pas ; les fibres péricycliques constituent de faibles amas peu lignifiés également, reliés entre eux par des cellules parenchymateuses très allongées.

Après les deux ou trois faisceaux de la région *flb''* (en S_2, fig. 86 et A_1, fig. 89), formés de quelques cellules à peine, on arrive à la portion *flb'''* de l'assise génératrice qui a produit les tissus secondaires dans lesquels la larve a établi sa cavité *chl* (en A_1, fig. 89).

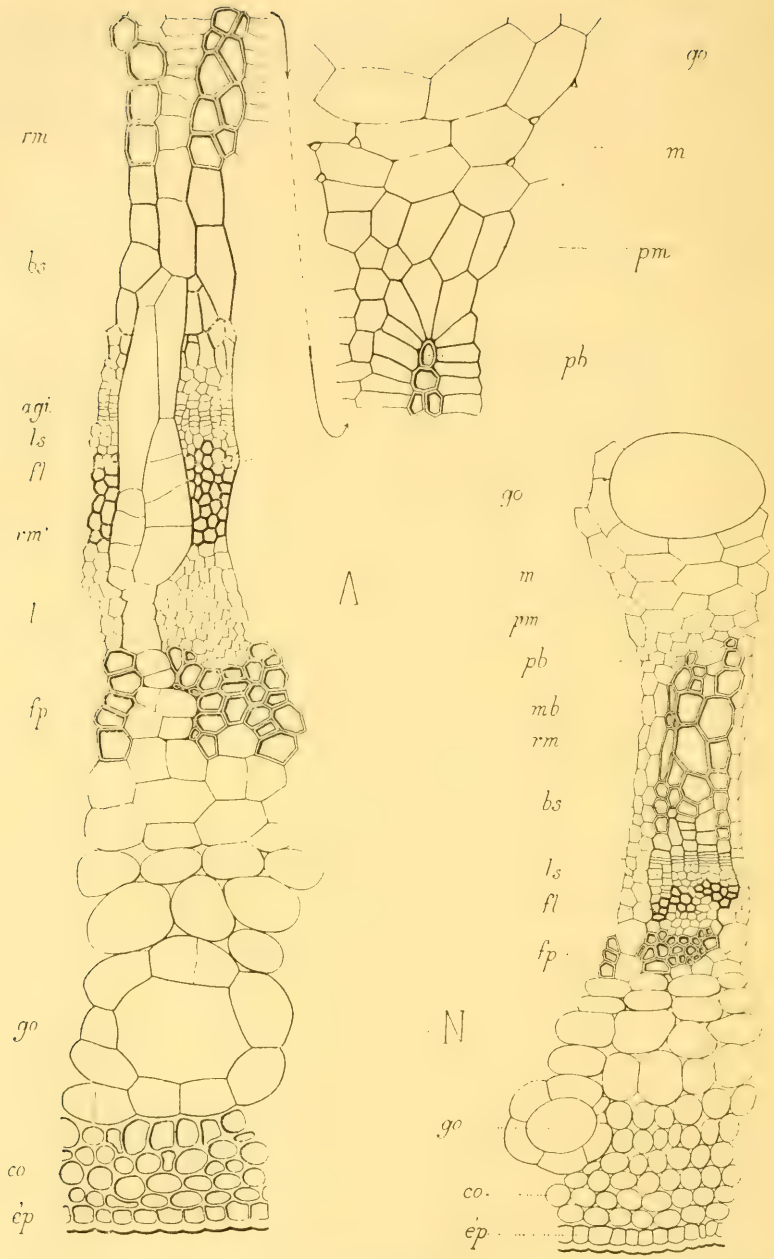


Fig. 87 (N). — Fragment de la coupe transversale de la tige normale du Tilleul, représentée par la figure 83 (gr. 150).

Fig. 88 (A). — Partie correspondante de la cécidie (gr. 150).

Le bord de cette cavité est garni de nombreuses et grandes cellules de bois non lignifié *bs* ; celles-ci sont entourées par les cellules bien développées également de l'assise génératrice *agi* et par quelques amas libériens *l* environnés de fibres péricycliques *fp*, épaisses et lignifiées. La larve a donc provoqué, à l'endroit où elle était située, une abondante production de bois secondaire qui n'a pas eu le temps de se lignifier et qui a fait saillie dans la moelle, comprimant à droite et à gauche du plan de symétrie les faisceaux libéro-ligneux courts *flb''*. C'est un peu plus loin seulement, en *flb'* (S_2, fig. 86), que les faisceaux, moins comprimés ont pu prendre tout leur développement et répondre à l'action cécidogène par l'augmentation du nombre et de la taille de leurs éléments.

Il faut remarquer encore que les faisceaux libéro-ligneux situés aux abords de la cavité larvaire (tels que *flb''*) ont une zone périmédullaire *pm* très développée dont les cellules se sclérifient plus tard et forment une première enveloppe dure autour de cette cavité. De même, les éléments médullaires en contact deviennent très grands, après avoir pris quelques cloisons, et lignifient fortement leurs parois. Au milieu de ce tissu sclérifié, les cellules à gomme (en A, fig. 84) sont deux ou trois fois plus grandes que celles de la tige normale (150 μ de diamètre au lieu de 85 μ).

La figure 86 (S_2) représente schématiquement la disposition des faisceaux libéro-ligneux de l'anneau vasculaire et résume ce que nous venons de dire. Les parties lignifiées ont été représentées par de gros traits noirs, de gros points noirs ou des hachures ; tout le reste est cellulosique.

L'action du parasite ne se localise pas à l'anneau vasculaire, mais agit très fortement sur l'écorce, comme nous l'avons déjà dit plus haut et comme on peut le voir dans le dessin d'ensemble A (fig. 84). C'est même l'hypertrophie de cette région qui forme la plus grande partie des tissus gallaires, car son épaisseur peut atteindre sept ou huit fois l'épaisseur normale.

Cette région corticale parasitée a une structure curieuse : elle est formée par de longues cellules à parois minces dont quelques-unes (*cr* en A_1, fig. 89), situées dans le plan médian de la galle, atteignent une taille considérable, plus d'un millimètre. Ces cellules sont directement en contact, près de la cavité larvaire, avec les fibres péricycliques *fp* et souvent lignifiées comme elles : elles représentent

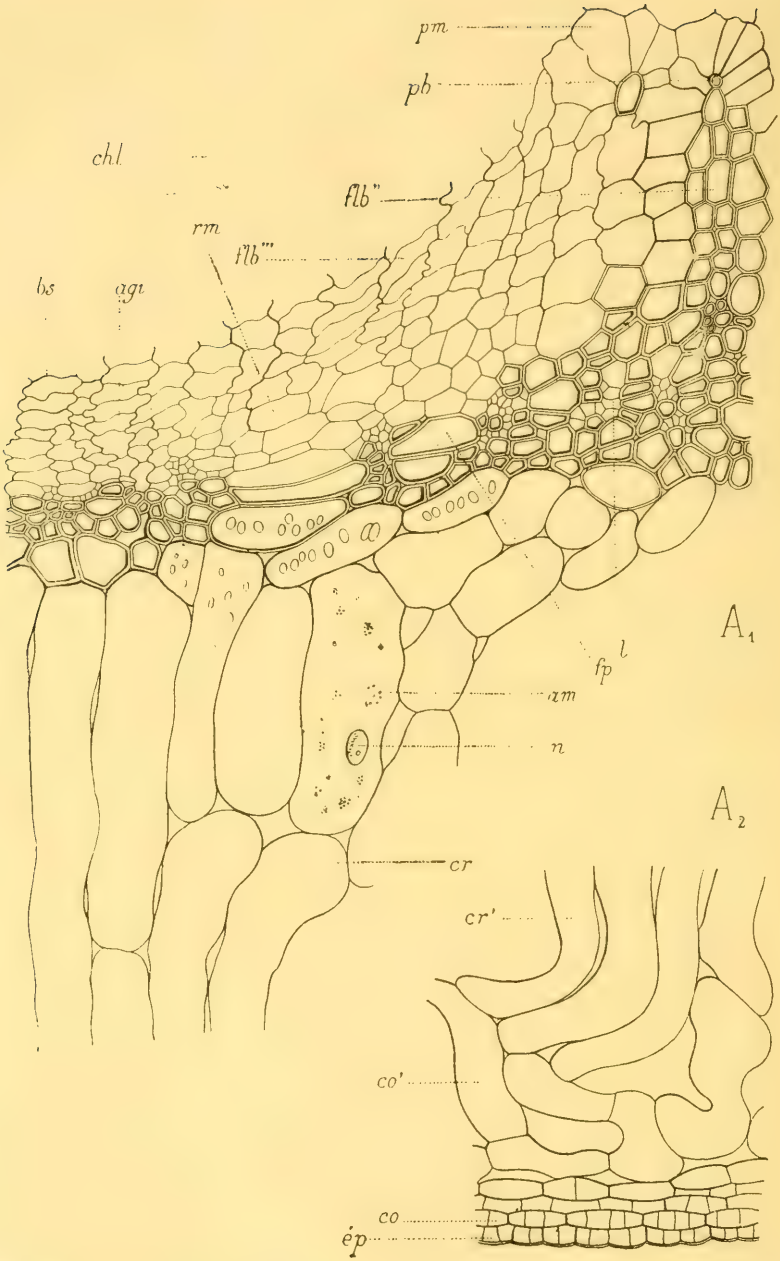


Fig. 89 (A_1). — Fragment de la coupe transversale de la cécidie caulinaire du Tilleul, aux environs de la cavité larvaire *chl* (gr. 150).

Fig. 90 (A_2). — Tissu cortical de la même coupe (gr. 150).

donc les cellules de l'endoderme et de l'écorce interne. A leur extrémité proximale, toutes les cellules allongées sont serrées les unes contre les autres ; à leur extrémité distale *cr'* (en A_2, fig. 90), elles sont au contraire contournées et en rapport avec d'autres cellules *co'*, contournées également, mais de plus en plus courtes au fur et à mesure qu'on se rapproche du bord de la galle. Elles se relient ainsi aux cellules de collenchyme *co*, qui sont toutes allongées tangentiellement, et dont le cloisonnement intense a permis à la partie externe de l'écorce de suivre l'hypertrophie de la région interne. Enfin, pour continuer à couvrir la surface de la galle, l'épiderme *ép* a aussi multiplié le nombre de ses cellules : celles-ci sont un peu plus longues que les cellules normales, mais elles restent cellulosiques et leur paroi externe ne s'épaissit pas. Les poils épidermiques de la galle sont plus nombreux et moitié plus courts que ceux de la tige normale.

Les longues cellules corticales radiales *cr* (fig. 89) sont souvent lignifiées et munies de larges ponctuations comme les cellules du péricycle ; elles contiennent des grains d'amidon *am* et un gros noyau hypertrophié *n* dont le diamètre peut parfois atteindre 27 μ.

Galle pluriloculaire. — La structure reste la même, mais l'hypertrophie de l'écorce se manifestant en face de toutes les cavités larvaires, la taille de la cécidie augmente dans une notable proportion et le contour de la section est presque circulaire.

2° Galles de l'inflorescence.

Le *Contarinia tiliarum* peut déformer les différentes parties de l'inflorescence du Tilleul ; nous en examinerons les cécidies sur un échantillon récolté dans la forêt de Montmorency en juin 1901.

A. *Galle située sur le pédoncule de la fleur.* — Le *pédoncule normal* (en N_3, fig. 91 et 92) n'a que 0,7 mm. de diamètre ; sa section est circulaire. Il y a dans le cylindre central de 30 à 34 faisceaux libéro-ligneux ne possédant chacun que 2 ou 3 vaisseaux de bois primaire *b* (en N_3, fig. 94) et quelques formations secondaires ; la longueur totale d'un faisceau est de 55 à 60 μ. Les fibres péricycliques *fp* ne sont pas lignifiées ; l'endoderme *end* est très net.

L'écorce contient environ 15 grosses cellules gommeuses *go* presque contiguës.

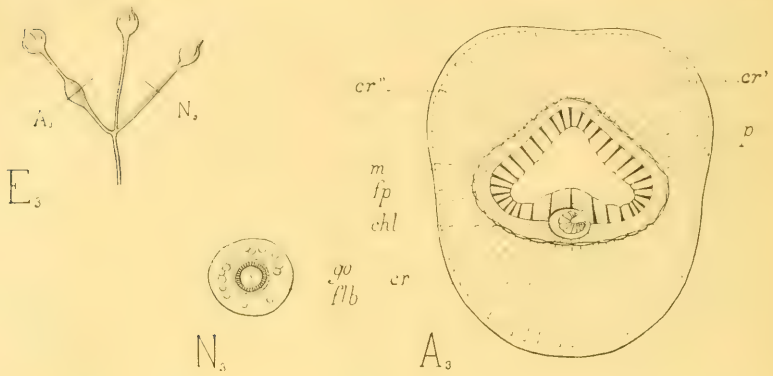


Fig. 91 (E3). — Aspect de la cécidie de l'inflorescence du Tilleul (gr. 1).
Fig. 92 (N3). — Coupe transversale schématique du pédoncule normal (gr. 15).
Fig. 93 (A3). — Coupe transversale schématique du pédoncule anormal (gr. 15).

flb, anneau vasculaire ; *p*, *fp*, péricycle ; *m*, moelle ; *go*, cellule gommeuse ; *cr*, *cr'*, *cr''*, cellules rayonnantes.

La *galle* (en A_3, fig. 91 et 93) est à peu près sphérique et son diamètre atteint 3 mm. En section, le cylindre central affecte nettement la forme d'un triangle curviligne, et c'est au milieu de l'un de ses côtés, dans les tissus dérivant du fonctionnement de l'assise génératrice interne, que se trouve la chambre larvaire *chl*. L'action cécidogène engendrée par la larve se fait sentir sur la région corticale voisine dont toutes les cellules *cr* sont allongées radialement et contournées ; mais cette action n'est pas limitée là et elle agit aussi, avec une intensité un peu moindre pourtant, sur les deux régions corticales (en *cr'* et *cr''*) situées en face des deux autres côtés du triangle : leurs cellules s'allongent radialement.

Entre ces deux dernières régions, l'action cécidogène ne se manifeste presque pas et le sommet supérieur du triangle vasculaire joue ainsi le rôle de point fixe : il en résulte que l'ensemble de la coupe offre un plan de symétrie, bien caractérisé, déterminé par la génératrice de la région non déformée et par le centre de la cavité larvaire. Ce plan passe également par l'axe du pédoncule floral.

Tous les faisceaux libéro-ligneux du cylindre central sont altérés

par l'action de la larve du *Contarinia tiliarum*. Tout d'abord ils se sont allongés beaucoup (taille de 250 à 300 μ) sans augmenter le nombre de leurs éléments (en A_3, fig. 95), car ils se montrent com-

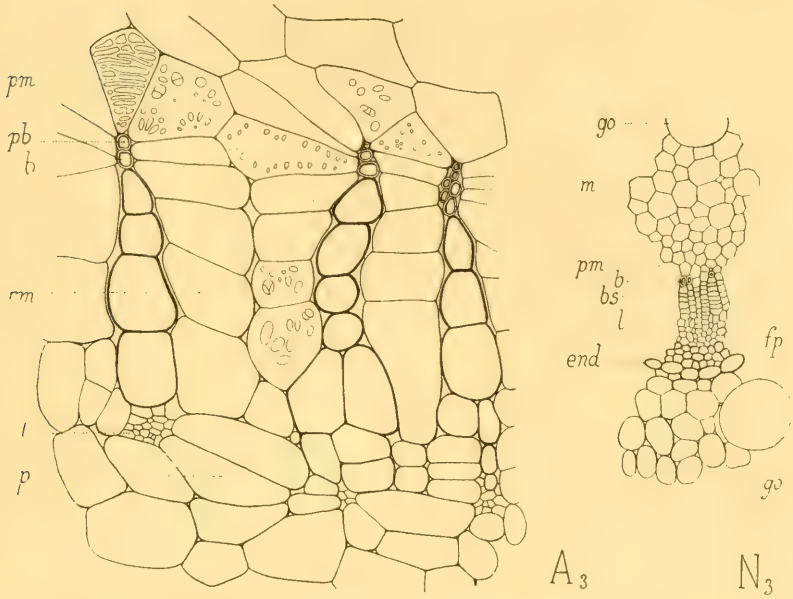


Fig. 94 (N_3). — Portion de la coupe transversale représentée par la figure 92 (gr. 150).

Fig. 95 (A_3). — Portion correspondante de la figure 93 (gr. 150).

pb, b, bs, bois ; *l,* liber ; *p, fp,* péricycle ; *rm,* rayon médullaire ; *pm,* zone périmédullaire ; *m,* moelle ; *go,* cellule gommeuse ; *end,* endoderme.

posés de 3 à 6 petits vaisseaux de bois primaire *b*, lignifiés, suivis de quelques gros vaisseaux secondaires à paroi mince et non lignifiée ; leur liber *l* est peu développé. Puis, par suite de l'allongement tangentiel du rayon médullaire *rm*, les faisceaux ont été écartés les uns des autres. Cette séparation leur a donné à tous un aspect étoilé très curieux : les pôles libériens *l* sont réunis les uns aux autres par des cellules allongées tangentiellement ; il en est de même des pôles ligneux *pb* autour desquels les cellules des rayons médullaires et de la zone périmédullaire *pm* forment de véritables étoiles, accentuant ainsi l'aspect rayonnant des pôles normaux. Toutes les cellules entourant les pôles ligneux ont leurs parois munies de grandes ponctuations irrégulièrement allongées ; elles se

lignifient de bonne heure autour de la moelle, sauf aux environs immédiats de la cavité larvaire où ce sont les éléments péricycliques *fp* (en A_3, fig. 93), situés un peu plus à l'extérieur, qui se sclérifient.

Les cellules de la moelle *m* restent longtemps cellulosiques; leurs parois sont épaisses et munies de grosses ponctuations. Comme elles contiennent un abondant protoplasme, une partie d'entre elles sert de nourriture à la larve qui étend ainsi sa cavité jusqu'au centre du pédoncule floral.

B. *Galle située au point où l'axe de l'inflorescence se sépare de la bractée.* — Très souvent la cécidie est située à cet endroit. Elle demeure alors petite, atteint à peine 4 mm. de diamètre (F_4, fig. 97),

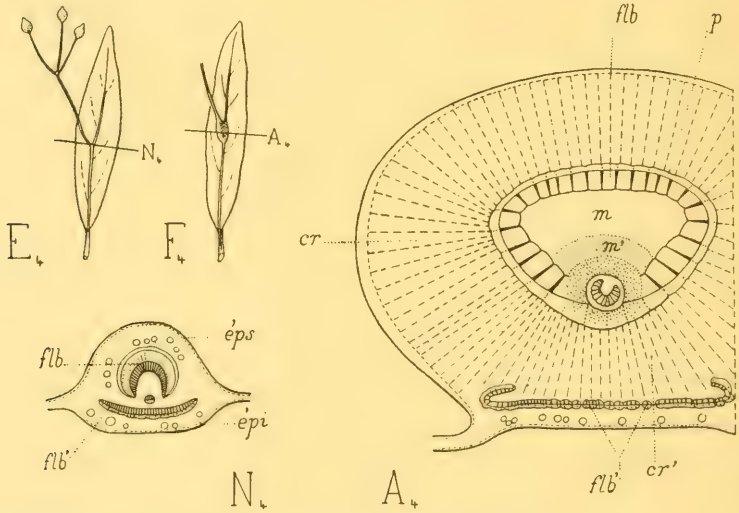


Fig. 96 (E_4). — Aspect de la bractée normale du Tilleul (gr. 0,5).

Fig. 97 (F_4). — Aspect de la bractée anormale du même arbre (gr. 0,5).

Fig. 98 (N_4). — Schéma de la coupe transversale de la nervure médiane normale et du pédoncule normal à leur point de jonction (gr. 15).

Fig. 99 (A_4). — Schéma de la coupe correspondante pratiquée au travers de la cécidie (gr. 15).

flb, flb', faisceaux libéro-ligneux ; *p*, péricycle ; *m, m'*, moelle ; *cr, cr'*, cellules rayonnantes ; *éps, épi*, épidermes supérieur et inférieur.

et fait fortement saillie à la face supérieure, tandis que sur l'autre face elle reste plane (voir A_4, fig. 99).

A l'intérieur de la section, les faisceaux vasculaires sont répartis en deux groupes, beaucoup plus volumineux que dans l'organe sain. Le groupe de faisceaux libéro-ligneux *flb'* situé à la face inférieure est presque rectiligne : il représente le système vasculaire de la nervure médiane de la bractée. L'autre groupe *flb* occupe la partie sphérique de la galle ; il est très développé, sensiblement circulaire, et représente le système vasculaire de l'axe de l'inflorescence.

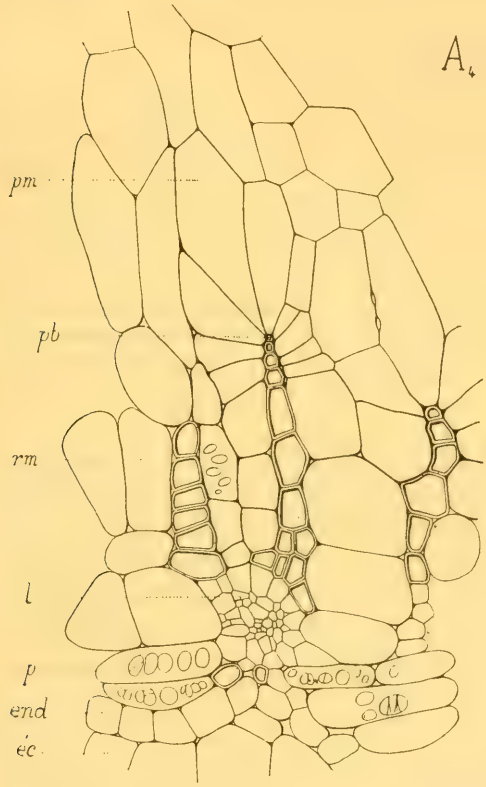


Fig. 100 (A_4). — Portion de la coupe transversale représentée par la figure 99 (gr. 150).

pb, pôle ligneux ; *l*, liber ; *rm*, rayon médullaire ; *p*, péricycle ; *end*, endoderme ; *pm*, zone périmédullaire ; *éc*, écorce.

C'est dans l'assise génératrice de ce dernier système vasculaire, et dans la partie la plus rapprochée de *flb'*, que la cavité larvaire apparaît. L'action cécidogène du parasite se fait d'abord sentir sur le tissu médullaire *m* qui se cloisonne et se lignifie en partie ; elle agit ensuite sur l'anneau libéro-ligneux *flb* dont tous les faisceaux s'hypertrophient et s'écartent les uns des autres : il se produit, comme nous l'avons vu plus haut, un allongement très accentué des cellules reliant entre eux les pôles ligneux et libériens. C'est ce que représente la fig. 100 (A_4) : les deux pôles ligneux *pb* de deux faisceaux voisins sont entourés par les cellules rayonnantes de la zone périmédullaire *pm* et les pôles libériens *l* sont réunis entre eux par les cellules péricycliques *p* très allongées ; presque

toutes les parois de ces cellules sont munies d'énormes ponctuations elliptiques.

L'action cécidogène se fait sentir, autour du cylindre central, sur l'écorce dont les cellules *cr* (en A_4, fig. 99) s'allongent dans une direction rayonnante par rapport à la larve, avec une intensité d'autant plus grande qu'elles sont plus rapprochées du parasite. Ce qui fait que le grand axe horizontal de la galle passe par le centre de la cavité larvaire et non par le milieu de l'anneau libéro-ligneux ; d'où l'aspect aplati présenté par la cécidie.

Vers la face inférieure, l'action cécidogène ne se traduit que par un allongement beaucoup plus faible des cellules corticales *cr'* : elles restent courtes, serrées les unes contre les autres, sans méats et ne peuvent s'allonger à cause de la résistance que leur oppose le long arc vasculaire aplati *flb'* de la bractée. Cet arc possède tous ses faisceaux libéro-ligneux écartés les uns des autres par l'hypertrophie de ses rayons médullaires ; aussi sa longueur totale est-elle de 2 mm. environ au lieu de 0,75 mm. qu'il possède dans la bractée saine ; il est de plus fortement recourbé à ses deux extrémités.

L'arc résistant *flb'* joue dans la formation de la galle le rôle de point d'appui et tous les tissus gallaires qui prennent naissance dans la région vasculaire de l'axe d'inflorescence sont obligés de se développer vers la face supérieure, à droite et à gauche d'un plan de symétrie. Ce plan est déterminé par la génératrice médiane de la région plane de la galle et par le centre de la cavité larvaire ; il passe par l'axe du rameau d'inflorescence.

C. *Galle située sur la partie commune de l'axe d'inflorescence et de la nervure médiane de la bractée.* — La section normale N_5 (fig. 103) faite dans cette région a 1 mm. d'épaisseur. La face supérieure est presque plane, l'autre est bombée ; enfin l'anneau vasculaire *flb* est un peu plus épais vers la face supérieure.

La cécidie située dans la même région est sphérique et atteint 2,4 mm. de diamètre (en F_5, fig. 102) ; elle fait un peu plus saillie à la face supérieure qu'à la face inférieure (en A_5, fig. 104) parce que la cavité larvaire *chl* est située dans la partie supérieure de l'anneau libéro-ligneux *flb*. Comme dans les cas précédemment étudiés, la région gallaire opposée à la cavité larvaire est peu modi-

fiée et sert de point d'appui ; avec le centre de cette cavité, elle détermine le plan de symétrie de la cécidie.

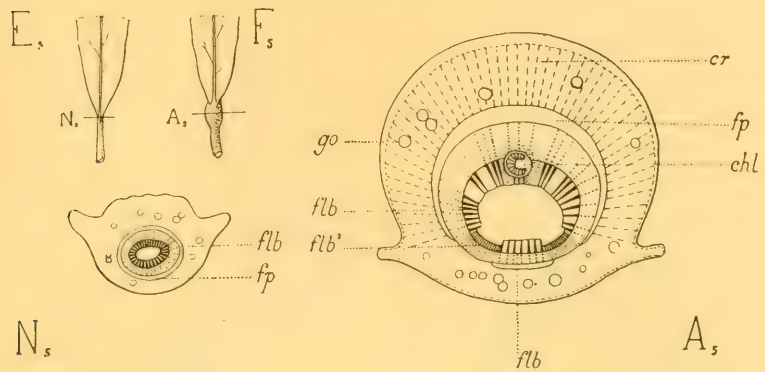


Fig. 101 (E_5). — Aspect de la bractée normale du Tilleul (gr. 1).
Fig. 102 (F_5). — Aspect de la cécidie basilaire de la bractée anormale (gr. 1).
Fig. 103 (N_5). — Schéma de la coupe transversale du pétiole sain (gr. 15).
Fig. 104 (A_5). — Schéma de la coupe transversale du pétiole parasité (gr. 15).
flb, flb', faisceaux libéro-ligneux ; *fp*, fibres péricycliques ; *go*, cellule gommeuse ; *cr*, cellules rayonnantes ; *chl*, chambre larvaire.

Les modifications subies par l'écorce et l'anneau vasculaire sont identiques à celles que nous avons vues jusqu'à présent : allongement des cellules corticales *cr* en direction rayonnante par rapport à la larve ; allongement tangentiel des cellules entre les pôles libériens ; fonctionnement actif de l'assise génératrice interne aux environs de la larve sans lignification des tissus formés ; épaississement et, plus tard, lignification des cellules médullaires.

La région de l'anneau vasculaire, opposée à la cavité larvaire, et qui dans la section normale a une structure homogène, présente ici trois groupes bien distincts de faisceaux libéro-ligneux : 1° dans le plan de symétrie, un groupe d'une dizaine de faisceaux *flb* comprenant de gros vaisseaux ligneux semblables à ceux de la partie supérieure de l'anneau vasculaire et qui joints à eux reconstituent le cercle vasculaire de l'inflorescence ; les fibres péricycliques *fp* sont très développées en face tous ces faisceaux ; 2° à droite et à gauche de ce groupe médian, deux autres groupes vasculaires *flb'*, composés chacun de 16 à 25 petits faisceaux, sans fibres péricycliques : ils correspondent au système vasculaire de la nervure médiane de la bractée.

Du reste, la dissociation de ces groupes, la soudure du groupe médian *flb* avec la portion vasculaire supérieure, la soudure

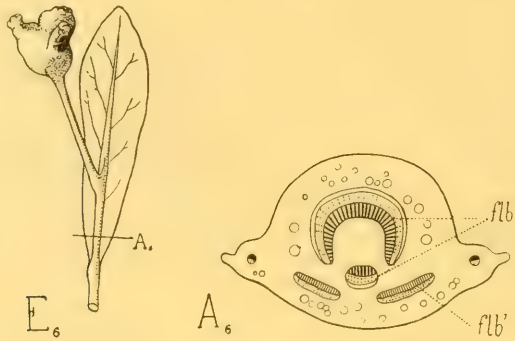


Fig. 105 (E_6). — Inflorescence de Tilleul entièrement déformée (gr. 0,5).
Fig. 106 (A_6). — Coupe transversale schématique au niveau marqué A_6 (gr. 15).

entre eux des groupes *flb'* à la face inférieure sont nettement visibles dans quelques galles. On les distingue encore mieux quand toute la partie supérieure de l'inflorescence est transformée en une grosse galle pluriloculaire de 12 à 15 mm. de diamètre (E_6, fig. 105) et que l'hypertrophie se fait sentir dans la région de soudure de l'axe d'inflorescence avec la bractée (A_6, fig. 106).

3° Galle du pétiole.

La structure du pétiole normal varie avec l'endroit où l'on pratique la coupe : près de la base, il y a sept faisceaux disposés en arc ouvert ; au milieu, quatre petits faisceaux se soudent aux trois autres ; enfin, près du limbe, les trois faisceaux qui restent se soudent entre eux par leurs péricycles. C'est au voisinage de cette dernière région que se trouvait la galle décrite ici.

La section normale du pétiole, pratiquée dans un organe sain au niveau correspondant exactement à celui occupé par la galle (E_7, fig. 107), présente donc trois gros faisceaux en fer à cheval *flb*, *flb'*, *flb''*, comme le montre la figure 109 (N_7) ; sa largeur est 2,5 mm. et son épaisseur de 1,5 mm.

C'est dans l'assise génératrice, au bord de l'un des faisceaux supérieurs, près du plan de symétrie (en *flb*, fig. 110), que la larve établit sa cavité. Il en résulte immédiatement l'hypertrophie de

toutes les cellules de l'écorce *cr* situées aux environs, hypertrophie qui fait disparaître le sillon de la face supérieure du pétiole

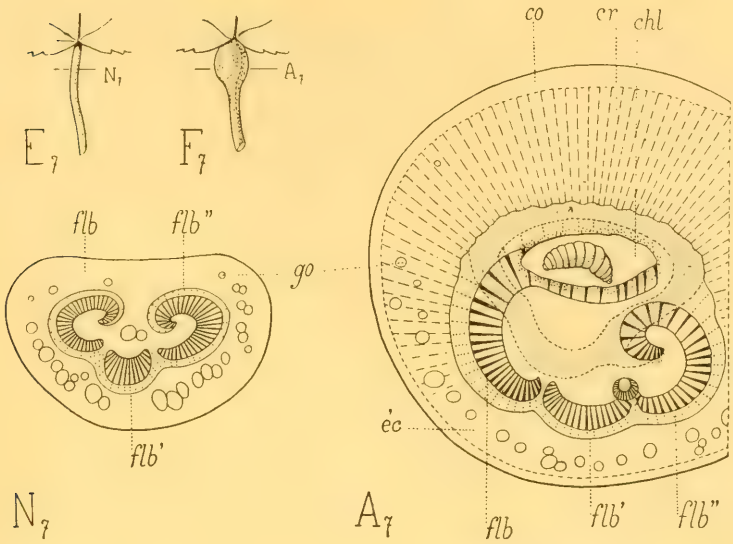


Fig. 107 (E_7). — Aspect du pétiole sain de la feuille de Tilleul (gr. 1).
Fig. 108 (F_7). — Aspect du pétiole parasité (gr. 1).
Fig. 109 (N_7). — Coupe transversale schématique du pétiole normal (gr. 15).
Fig. 110 (A_7). — Coupe transversale schématique de la cécidie (gr. 15).
flb, flb', flb'', faisceaux libéro-ligneux ; *éc*, écorce; *go*, cellule gommeuse; *cr*, cellules rayonnantes ; *chl*, chambre larvaire.

et rend la cécidie à peu près sphérique ; le centre de la section coïncide avec celui de la cavité larvaire *chl*.

Les modifications subies par les faisceaux libéro-ligneux *flb*, *flb''*, les plus voisins de la cavité larvaire, et par la moelle sont absolument semblables à celles que nous avons vues jusqu'à présent : écartement et allongement des faisceaux, absence de lignification dans les tissus secondaires, sclérification de la moelle et du péricycle, etc. Le faisceau médian *flb'* et l'écorce contiguë *éc* sont simplement un peu hypertrophiés : ils jouent dans le développement de la galle le rôle de point fixe et amènent la production d'un plan de symétrie qui accentue celui du pétiole normal.

En résumé, sous l'influence du *Contarinia tiliarum*, la tige, le pétiole et l'axe d'inflorescence du *Tilia silvestris* présentent les caractères suivants :

1° *L'action cécidogène excite en un point le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse qui produit beaucoup de tissus secondaires non lignifiés et détermine latéralement l'apparition d'une saillie hémisphérique ayant un plan de symétrie ;*

2° *L'écorce prend toujours une part active à la production des galles et allonge énormément ses cellules internes ;*

3° *La disposition rayonnante des cellules autour des pôles ligneux et libériens est accentuée.*

Populus Tremula L.

Cécidie produite par l'*Harmandia petioli* Kieff.

On rencontre fréquemment sur les tiges et les pétioles du Tremble de belles galles arrondies, rouges, munies d'un petit bec. Elles atteignent souvent 10 mm. de diamètre ; elles sont uni ou pluriloculaires et contiennent dans chaque loge une larve dont la métamorphose a lieu en terre.

1° Galle de la tige.

Cette cécidie a la forme d'un hémisphère appliqué contre la tige (E, fig. 111). Vers son pôle on aperçoit la trace de la piqûre, ce qui indique que la femelle a perforé horizontalement l'écorce pour déposer son œuf dans l'assise génératrice ; l'hypertrophie des tissus s'est produite ensuite régulièrement autour de cette piqûre (qui a constitué un canal horizontal en partie oblitéré par les tissus de cicatrisation) et il en est résulté la forme hémisphérique de la galle. De plus, la région opposée de la tige n'a pas été du tout déformée par la production de la cécidie ; elle a servi de point d'appui et favorisé le développement d'un plan de symétrie vertical passant par le centre de la cavité larvaire et par la génératrice médiane de cette région non déformée.

Nous aurons donc à envisager dans cette galle deux sortes d'accroissements :

1° Un accroissement en épaisseur, caractérisé par un plan de symétrie vertical ;

2° Un accroissement cicatriciel autour du canal de la piqûre, caractérisé par un axe de symétrie horizontal.

Accroissement en épaisseur. — Afin de mieux comprendre la structure de la galle, voyons en quelques mots l'anatomie d'une

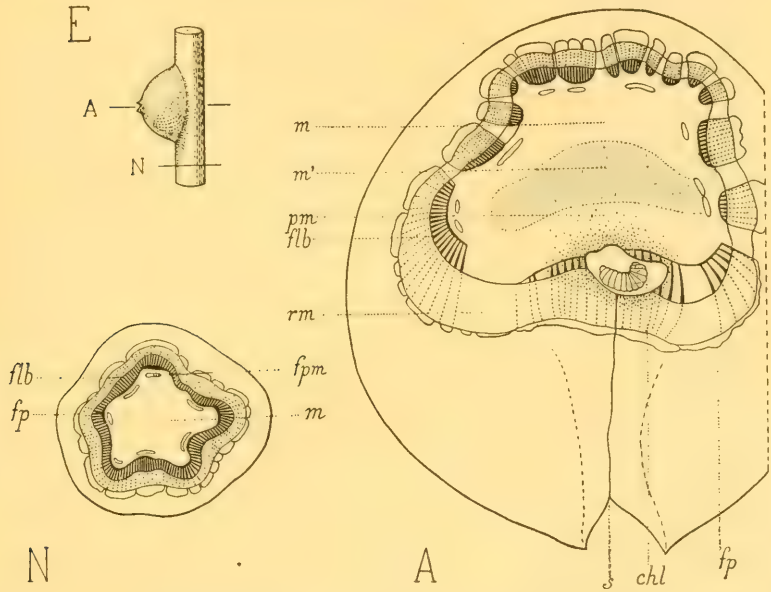


Fig. 111 (E). — Vue extérieure de la cécidie de la tige de Tremble (gr. 2).
Fig. 112 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15.)
Fig. 113 (A). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie (gr. 15).

flb, anneau vasculaire ; *fp*, fibres péricycliques ; *pm*, *fpm*, zone périmédullaire ; *m*, *m'*, moelle ; *rm*, rayon médullaire ; *s*, sillon ; *chl*, chambre larvaire.

jeune tige normale, cueillie au commencement de juin, et dont l'âge correspond aussi exactement que possible à celui de la cécidie. Le diamètre de la section est 1,7 mm. et le contour est irrégulier (N, fig. 112). L'épiderme *ép* (en N, fig. 114) est suivi de quatre assises environ de cellules de collenchyme *co* et d'un tissu cortical lacuneux

éc limité vers le centre par un endoderme *end* à petites cellules

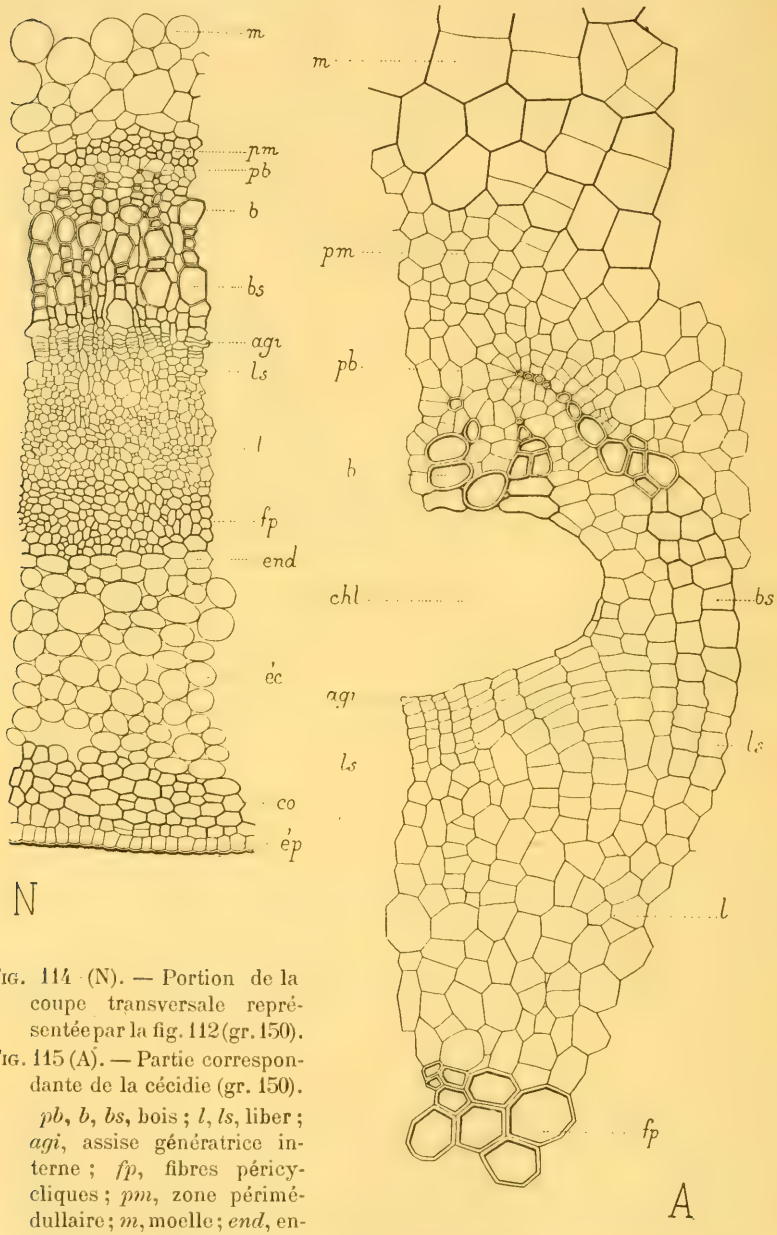


Fig. 114 (N). — Portion de la coupe transversale représentée par la fig. 112 (gr. 150).

Fig. 115 (A). — Partie correspondante de la cécidie (gr. 150).

pb, *b*, *bs*, bois ; *l*, *ls*, liber ; *agi*, assise génératrice interne ; *fp*, fibres péricycliques ; *pm*, zone périmédullaire ; *m*, moelle ; *end*, endoderme ; *éc*, écorce ; *co*, collenchyme ; *ép*, épiderme.

contenant des grains d'amidon. Deux cercles irréguliers de petites fibres péricycliques *fp* et de petits arcs fibreux périmédullaires *pm* enferment complètement l'anneau vasculaire dans lequel les formations secondaires sont encore peu développées. Les cellules de la moelle *m* sont à parois minces et ont 40 à 50 μ de diamètre.

La section transversale de la galle est sensiblement ovale (A, fig. 113) : ses dimensions sont 5 mm. sur 4,4 mm. Le petit bout de l'ovale est occupé par une moitié peu modifiée du cylindre central dont les éléments restent normaux et sont en même temps plus nombreux.

L'autre moitié du cylindre central est tout à fait déformée : elle n'est plus arrondie, mais comme déprimée en son milieu. La partie surbaissée est séparée de l'écorce par une zone irrégulière de fibres péricycliques *fp* très nombreuses et très agrandies (29 μ au lieu de 7 μ).

En dedans, les faisceaux libéro-ligneux *flb* sont écartés les uns des autres par suite de l'hypertrophie considérable des rayons médullaires *rm*. Ces faisceaux ont tous produit d'abondantes formations secondaires qui entourent la cavité larvaire irrégulière *chl*, située vers le milieu de la galle, en face la trace de la piqûre. Dans chaque faisceau, le bois secondaire formé (*bs*, en A, fig. 115) n'est pas lignifié ; le bois primaire *b* l'est quelque peu, mais ses vaisseaux sont écartés les uns des autres par l'hypertrophie du parenchyme et leur disposition devient très irrégulière. Les pôles ligneux *pb* sont entourés de longues cellules cloisonnées et, au pôle opposé de chaque faisceau, le liber *l* est constitué par de grandes cellules non différenciées qui sont en contact avec les grosses fibres péricycliques *fp*. Au centre de la tige, les cellules de la zone périmédullaire *pm* et de la moelle *m* sont considérablement hypertrophiées (80 à 100 μ de diamètre pour les cellules médullaires au lieu de 40 à 50 μ) ; elles épaississent et lignifient leurs parois après s'être cloisonnées tangentiellement.

Dans la galle âgée, il se produit autour de la cavité larvaire, et à une certaine distance, un anneau scléreux très épais dont les éléments dérivent presque tous des parties lignifiées de la moelle ou du péricycle.

Cas particulier. — Il arrive souvent que la cavité larvaire est établie dans la région corticale hypertrophiée ; l'anneau vasculaire de ce côté de la tige est aplati et ses faisceaux libéro-ligneux sont dissociés par l'hypertrophie des rayons médullaires (voir *flb*, fig. 116, A_1). Bien que la cavité larvaire *chl* soit située en dehors de

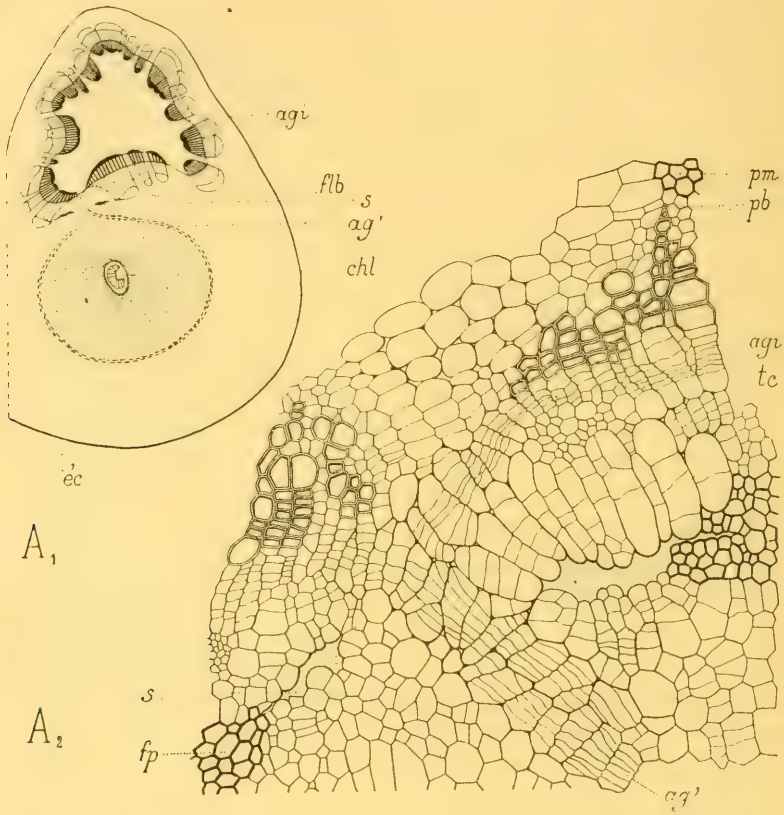


Fig. 116 (A_1). — Coupe transversale schématique d'une cécidie caulinaire de Tremble dont la cavité larvaire *chl* est située dans l'écorce *éc* (gr. 15).

Fig. 117 (A_2). — Partie de la coupe précédente montrant le fonctionnement de l'assise génératrice interne *agi* dans le tissu cortical, en *ag'* (gr. 150).

flb, anneau vasculaire ; *pb*, pôle ligneux ; *pm*, zone périmédullaire ; *fp*, fibres péricycliques ; *s*, sillon ; *tc*, tissu cicatriciel.

l'anneau ligneux, il n'en est pas moins vrai qu'elle est plongée au milieu de tissus secondaires provenant du fonctionnement actif d'une assise génératrice secondaire *ag'* : cette assise s'est établie

autour de la cavité larvaire et y a produit de nombreux petits faisceaux vasculaires.

L'assise *ag'* émane de l'assise génératrice normale *agi* de la tige, comme le montre la figure 117 (A_2), en un point où les fibres péricycliques *fp* ont été séparées par l'oviducte de la femelle avant leur lignification. La petite cavité *s* ainsi formée s'est allongée tangentiellement en même temps que l'hypertrophie des tissus environnants se produisait : son pourtour s'est garni de tissus de cicatrisation. Enfin, en son milieu, elle a été comblée par l'assise génératrice *ag'* qui a pu gagner l'écorce et entourer la petite larve de nombreux tissus secondaires.

Accroissement cicatriciel. — Si l'on coupe la galle perpendiculairement au canal de la ponte, c'est-à-dire parallèlement à l'axe de la tige, comme l'indique la ligne verticale de la figure 118 (L_1), on obtient des sections circulaires (L_2, fig. 119). Le centre de chaque section est occupé par le canal irrégulier *s*, lui-même entouré de nombreuses cellules disposées en files rayonnantes et présentant d'abondantes cloisons tangentielles : c'est du *tissu cicatriciel tc* qui s'est développé et qui a cicatrisé peu à peu la plaie en obstruant le canal.

Autour de ce premier tissu se trouve un anneau de *tissu vasculaire tv* composé d'un très grand nombre de petits faisceaux libéro-ligneux irrigateurs *irr* (fig. 120, L_3) ; ces faisceaux ont une section irrégulière, beaucoup même sont coupés longitudinalement ou obliquement, car ils serpentent dans tous les sens au travers du tissu vasculaire. La portion médiane de la figure 120 montre quelques-uns des courts vaisseaux qui composent ces faisceaux secondaires : leurs parois lignifiées sont munies de fines ponctuations allongées qui permettent la nutrition des tissus hypertrophiés par un échange rapide de liquides nutritifs. Tous ces petits faisceaux dérivent de la région libéro-ligneuse très élargie de la tige que nous avons vue plus haut.

Entre le tissu vasculaire *tv* et l'épiderme *ép*, l'écorce *éc* comprend d'abord de petites cellules arrondies, empilées en files rayonnantes, puis de grandes cellules à parois cellulosiques, cloisonnées radialement et tangentiellement, ce qui leur permet de suivre l'hyperplasie de la partie centrale. Ces dernières cellules diminuent de taille aux abords de l'épiderme *ép* qui comporte lui-même des

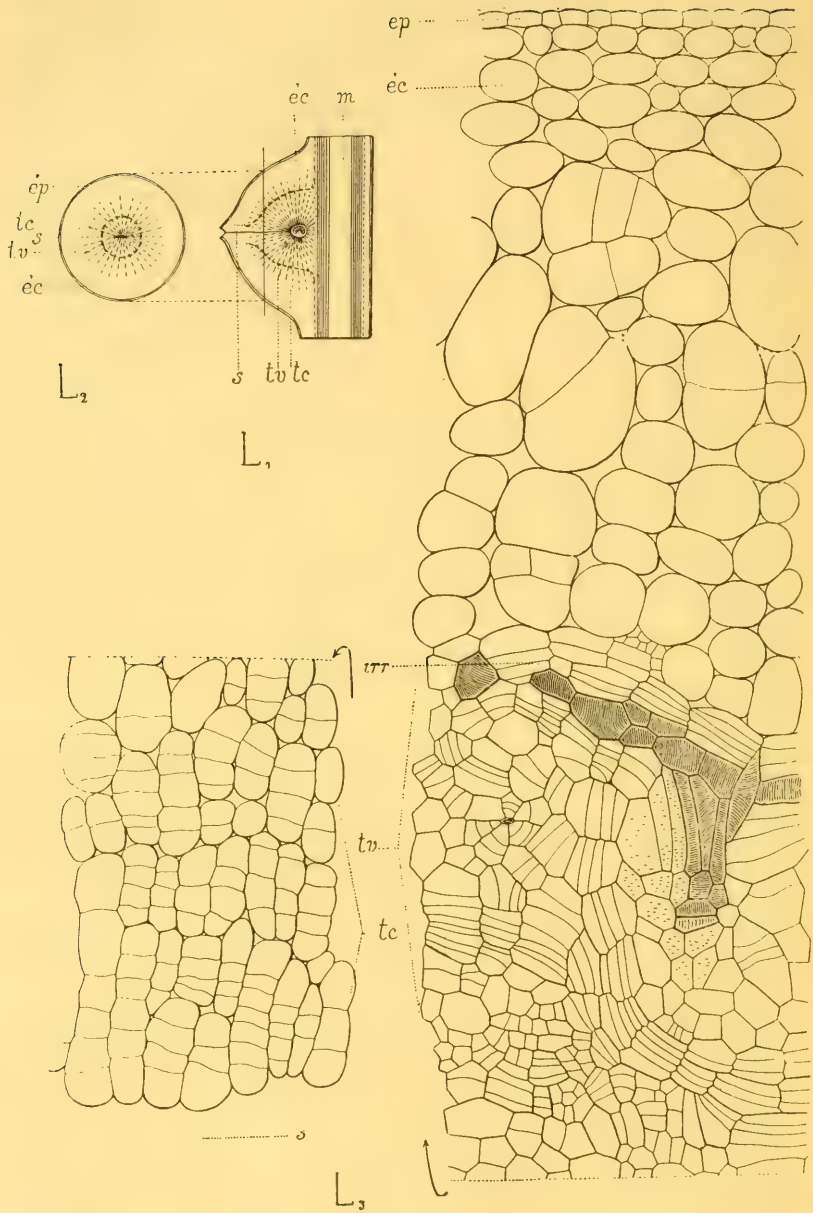


Fig. 118 (L_1). — Coupe longitudinale de la cécidie de la tige de Tremble (gr. 4).
Fig. 119 (L_2). — Coupe tangentielle de la cécidie du même arbre (gr. 4).
Fig. 120 (L_3). — Partie de la coupe précédente (gr. 150).

s, sillon ; *tc*, tissu cicatriciel ; *tv*, tissu vasculaire ; *irr*, faisceau d'irrigation ; *éc*, écorce : *ép*, épiderme ; *m*, moelle.

cellules très petites (25 μ de largeur en moyenne), à parois minces non lignifiées.

2° Galle du pétiole.

C'est la plus commune ; elle peut être située en n'importe quel point du pétiole depuis la base jusqu'au limbe. Elle est sphérique, d'un diamètre de 5 à 8 mm. (F_3, fig. 122), velue ou non, charnue et colorée en rose ; sur le côté se voit la cicatrice indiquant l'endroit où la femelle a introduit l'œuf.

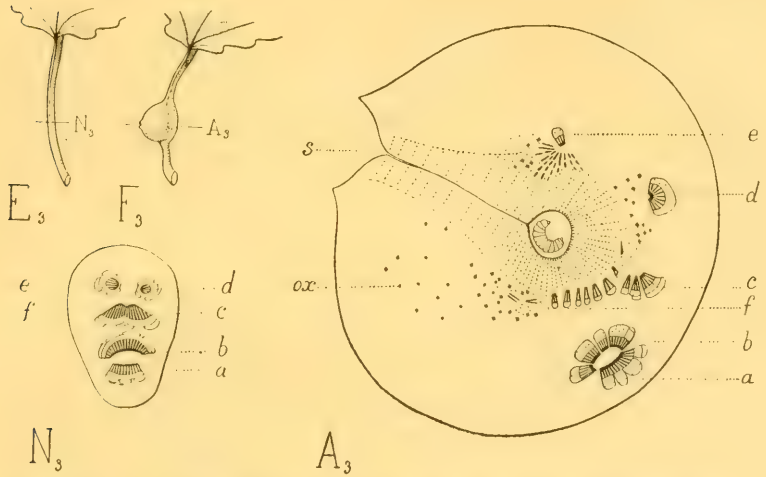


Fig. 121 (E_3). — Aspect du pétiole normal de la feuille de Tremble (gr. 1).
Fig. 122 (F_3). — Aspect de la cécidie pétiolaire (gr. 1).
Fig. 123 (N_3). — Schéma de la coupe transversale du pétiole sain (gr. 15).
Fig. 124 (A_3). — Schéma de la coupe transversale du pétiole parasité (gr. 15).
s, sillon ; *ox*, mâcles d'oxalate de calcium ; *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, faisceaux libéro-ligneux.

La structure du pétiole de Tremble est différente selon les régions que l'on envisage et par suite influence l'anatomie des cécidies. Le développement de la galle reste le même dans tous les cas et je me contenterai de représenter ici la section d'une galle de l'année (A_3, fig. 124) et la section correspondante pratiquée sur un pétiole sain (N_3, fig. 123).

Le pétiole sain présente six gros faisceaux libéro-ligneux *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, régulièrement placés par rapport au plan de symétrie.

C'est au voisinage des assises génératrices des faisceaux *e* et *f*, c'est-à-dire à gauche du plan de symétrie du pétiole, que l'œuf est déposé (fig. 124) ; l'action cécidogène se fait aussitôt sentir, après l'éclosion de la larve, sur les assises génératrices qui fonctionnent alors activement et produisent en grande abondance des tissus secondaire aux environs de la cavité larvaire, ainsi que des tissus cicatriciels autour de la blessure. Tous ces tissus hyperplasiés font saillie sur le côté gauche du pétiole, car la région située à droite du plan de symétrie n'ayant été que peu déformée joue le rôle de point d'appui et refoule les tissus gallaires.

La nutrition de la zone hyperplasiée entourant la larve est assurée par les vaisseaux situés dans les parties latérales des faisceaux *e* et *f*, étalés en éventail. Tous les autres faisceaux *a*, *b*, *c*, *d* sont simplement hypertrophiés et ont leurs éléments un peu dissociés. Dans les tissus gallaires se trouvent de nombreuses mâcles d'oxalate de calcium *ox* ; il n'y en a pas dans la région non déformée située de l'autre côté du plan de symétrie.

L'épiderme de la cécidie a des cellules plus grandes que les cellules normales et des parois plus minces.

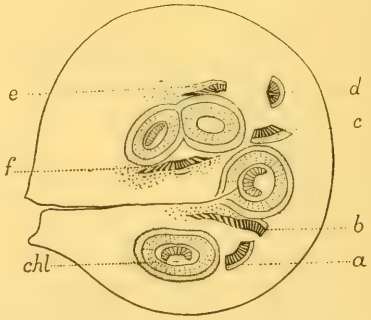


Fig. 125. — Schéma de la coupe transversale d'une cécidie âgée et pluriloculaire du pétiole de Tremble (gr. 15).

Plusieurs larves peuvent concourir à la formation d'une galle qui devient alors pluriloculaire ; dans ce cas presque tous les faisceaux sont déformés et le plan de symétrie primitif du pétiole n'est plus reconnaissable.

Enfin, peu à peu, au fur et à mesure que la galle vieillit, les cavités larvaires s'entourent d'une couche continue scléreuse protectrice (fig. 125).

Quand la cécidie se dessèche, les tissus de cicatrisation produits autour de la piqûre se contractent ainsi que les couches scléreuses

des chambres larvaires : il se forme de cette façon un canal assez large par lequel les larves gagnent le sol pour s'y métamorphoser.

En résumé, sous l'influence de l'*Harmandia petioli*, la tige du *Populus Tremula* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène excite en un point le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse qui produit une grande quantité de tissus secondaires non lignifiés et détermine latéralement l'apparition d'une saillie hémisphérique ayant un plan de symétrie* ;

2° *L'écorce multiplie ses cellules autour de la piqûre et donne un abondant tissu de cicatrisation, entouré d'un réseau vasculaire, symétrique par rapport à un axe.*

Le pétiole présente une déformation analogue qui n'intéresse le plus souvent que la moitié de ses tissus.

Salix capræa L.

Cécidie produite par le *Rhabdophaga salicis* Schrank.

Ce diptère produit sur les jeunes rameaux du Saule Marsault des renflements fusiformes ou sphériques atteignant au moins 10 mm. de diamètre ; leur surface verdâtre est bosselée. En général, les cécidies sont pluriloculaires et leurs cavités larvaires bien nettes.

J'ai choisi pour cette étude l'extrémité d'une cécidie allongée afin que la coupe pratiquée au niveau A (en E, fig. 126) ne rencontre qu'une seule chambre larvaire.

La *tige normale* N (fig. 127) est cylindrique et a 2,3 mm. de diamètre ; son anneau libéro-ligneux *flb* est très épais.

La section de la *galle* est ovalaire (A, fig. 128), les dimensions de ses axes étant 2,5 mm. et 3,3 mm. C'est au niveau de l'assise génératrice interne que la larve a établi sa cavité larvaire *chl* et complètement modifié la région avoisinante : les faisceaux libéro-ligneux *flb'* les plus proches de cette cavité ont été éloignés les uns des autres par l'hypertrophie du parenchyme qui les séparait ; ils se sont de

plus fortement allongés par suite de la production d'abondants tissus secondaires.

L'action cécidogène du parasite s'est fait sentir jusqu'à la même distance autour de la cavité larvaire. Ainsi, du côté de la moelle *m*, les cellules médullaires les plus proches *m'* se sont allongées radialement puis ont pris une ou deux cloisons tangentielles ; elles ont ensuite épaissi et lignifié leurs parois. Le même phénomène s'est produit vers l'extérieur au niveau des fibres péricycliques *fp* et finalement la cavité larvaire a été entourée par une zone scléreuse d'égale épaisseur.

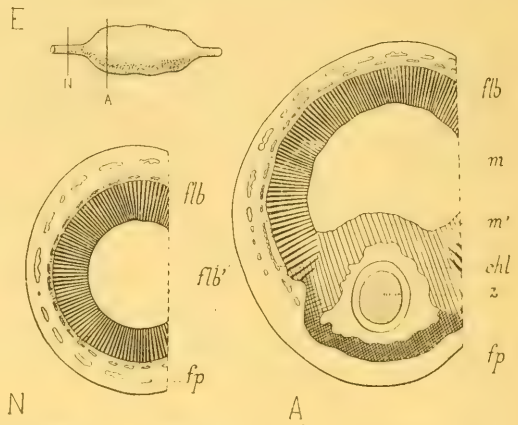


Fig. 126 (E). — Aspect de la cécidie de la tige de Saule Marsault (gr. 1).

Fig. 127 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).

Fig. 128 (A). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie (gr. 15).

flb, *flb'*, anneau vasculaire ; *fp*, fibres péricycliques ; *m*, *m'*, moelle ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, larve.

Le faible diamètre de cette zone scléreuse permet de considérer l'action cécidogène de la larve du *Rhabdophaga salicis* comme peu intense, et, si les galles produites par ce diptère peuvent atteindre la grosseur d'une noix, c'est qu'elles sont la résultante des actions cécidogènes combinées de plusieurs larves.

L'absence de modifications dans la région de la tige opposée à la cavité larvaire fait naître, dans les tissus gallaires rejetés latéralement, un plan de symétrie déterminé par la génératrice médiane de la région non déformée et par le centre de la cavité larvaire. Ce plan passe par l'axe du rameau.

En résumé, sous l'influence du *Rhabdophaga salicis*, la tige du *Salix capræa* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène excite en un point le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse et détermine l'apparition d'une saillie latérale ayant un plan de symétrie* ;

2° *La moelle et la région péricyclique forment une couche sclérreuse continue ;*

3° *L'écorce est peu altérée.*

Sarothamnus scoparius Koch.

Cécidie produite par le *Contarinia scoparii* Rübs.

Dès le mois de mai, les galles du *Contarinia scoparii* apparaissent sur les jeunes rameaux de l'année, à l'aisselle des feuilles. Leur forme est globuleuse (en E, fig. 129) et leur taille ne dépasse pas beaucoup celle d'un grain de chènevis ; aussi sont-elles difficiles à distinguer.

Chaque cécidie est constituée (E_2, fig. 131) par une partie globuleuse, presque sphérique, pédicellée, d'un vert jaunâtre, couverte de petits poils et présentant trois ou quatre côtes irrégulières peu saillantes. Ces côtes sont en relation à la partie supérieure de la galle avec deux petites feuilles *fe*, velues, peu ouvertes, comprenant entre elles un bourgeon terminal *bg*, entouré lui-même de deux autres feuilles plus réduites encore.

Il est facile de voir qu'une telle cécidie correspond à un jeune rameau développé à l'aisselle d'une feuille, tel que celui représenté en E_1 (fig. 130) et qui a exactement le même âge. Pendant que les jeunes rameaux non parasités continuent à croître, le rameau anormal cesse d'allonger son premier entre-nœud qui s'épaissit et devient globuleux ; la petite cécidie formée n'a que 6 à 8 mm. de longueur.

A l'intérieur de la partie globuleuse se trouve la larve du *Contarinia* qui agrandit de jour en jour sa cavité et finit par se constituer une chambre spacieuse à parois minces (L, fig. 132).

Voyons maintenant la structure anatomique de cette curieuse déformation : comparons une coupe transversale faite au milieu de

la partie globuleuse de la galle (indiquée par la ligne A_1 en E_2, fig. 131) à une autre coupe pratiquée au travers du premier entre-nœud d'un jeune rameau ayant le même âge (indiquée par la ligne N, en E_1, fig. 130).

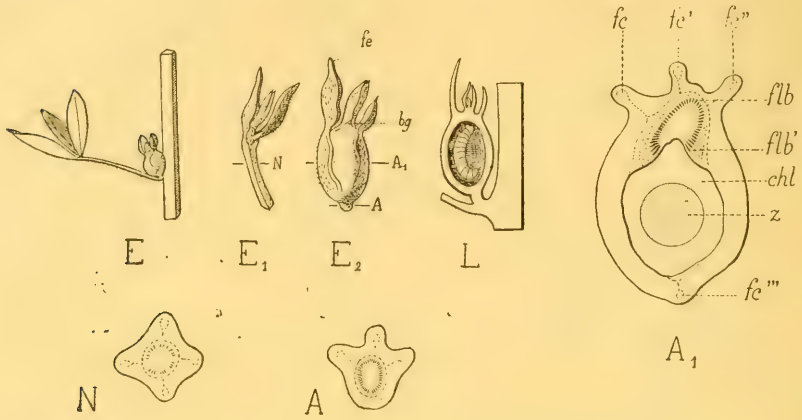


Fig. 129 (E). — Aspect de la diptérocécidie du Sarothamne (gr. 1).
Fig. 130 (E_1). — Aspect d'un jeune rameau (gr. 6).
Fig. 131 (E_2). — Vue de la cécidie plus grossie (gr. 6).
Fig. 132 (L). — Coupe longitudinale de la cécidie (gr. 6).
Fig. 133 (N). — Schéma de la coupe transversale du jeune rameau (gr. 15).
Fig. 134 (A). — Schéma de la coupe transversale du court pédicelle de la cécidie (gr. 15).
Fig. 135 (A_1). — Coupe transversale schématique pratiquée au milieu de la cécidie (gr. 15).

flb, *flb'*, anneau vasculaire ; *fc*, *fc'*, *fc''*, *fc'''*, fibres corticales; *fe*, feuille ; *bg*, bourgeon ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, larve.

La coupe transversale du jeune *rameau normal* n'a guère qu'un demi-millimètre de diamètre (N, fig. 133) ; elle est presque carrée et munie aux angles de quatre ailes arrondies. Son cylindre central comprend un anneau vasculaire encore peu développé dont les faisceaux ne possèdent que quelques vaisseaux de bois primaire *b* (en N, fig. 137) et un commencement de formations secondaires *ag*. L'endoderme *end* est bien différencié et présente dans chaque aile un diverticule qui entoure quelques fibres péricycliques *fp* non encore lignifiées.

Déjà le petit *pédicelle* qui supporte la partie globuleuse de la galle n'a plus une section aussi régulière que la tige normale et ses ailes

sont de tailles différentes, comme l'indique la figure 134 (A). Son cylindre central conserve les mêmes dimensions que dans le rameau normal, mais le bois primaire est plus développé, de gros vaisseaux de métaxylème apparaissent et l'assise génératrice fonctionne avec une certaine activité entre les faisceaux ; les fibres péricycliques sont beaucoup plus grandes et lignifiées.

La coupe transversale de la partie globuleuse de la *galle* (A_1, fig. 135) présente une grande cavité larvaire *chl*, irrégulière, limitée par une paroi épaisse dont les cellules sont dévorées par la larve.

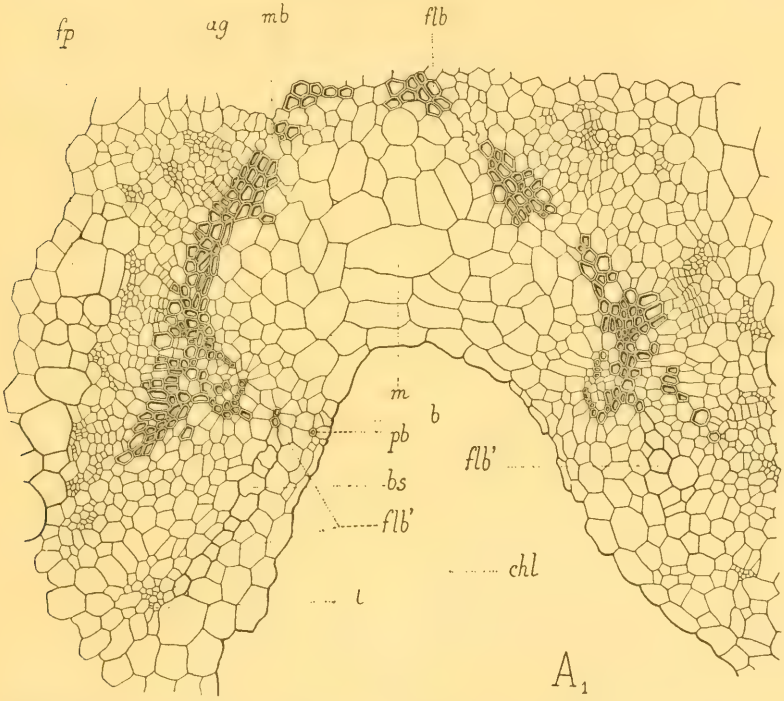


Fig. 136 (A_1). — Partie supérieure de la coupe transversale de la cécidie du Sarothamne, représentée par la figure 135 (gr. 150).

flb, flb', faisceaux libéro-ligneux ; *pb, mb, b, bs*, bois ; *l*, liber; *ag*, assise génératrice interne ; *fp*, fibres péricycliques ; *m*, moelle ; *chl*, chambre larvaire.

Trois des ailes corticales peu hypertrophiées et peu déformées *fc*, *fc'*, *fc''* sont rejetées d'un côté ; la quatrième ne se signale plus dans la paroi larvaire que par son amas *fc'''* de fibres corticales,

situé à l'opposé des trois précédents. Ce dernier amas, représenté dans la figure 138 (A_2), diffère sensiblement des trois autres par la taille très irrégulière de ses fibres et aussi en ce qu'il est séparé de l'épiderme *ép* par cinq ou six assises de cellules à parois cellulosiques.

A l'opposé de la cavité larvaire, en *flb*, (fig. 135), le cylindre central présente une structure normale. Cette région étant peu déformée joue le rôle de point d'appui et les tissus gallaires qui environnent la cavité larvaire se disposent à droite et à gauche d'un plan de symétrie : ce plan est déterminé par l'aile médiane *fc'* et par le centre de la cavité larvaire ; il contient aussi l'axe du rameau.

Quand on quitte cette région résistante *flb* (en A_1, fig. 136) pour se rapprocher de la cavité larvaire, les faisceaux libéro-ligneux deviennent de plus en plus grands et de plus en plus espacés ; leur assise génératrice interne *ag* fonctionne activement et donne du bois

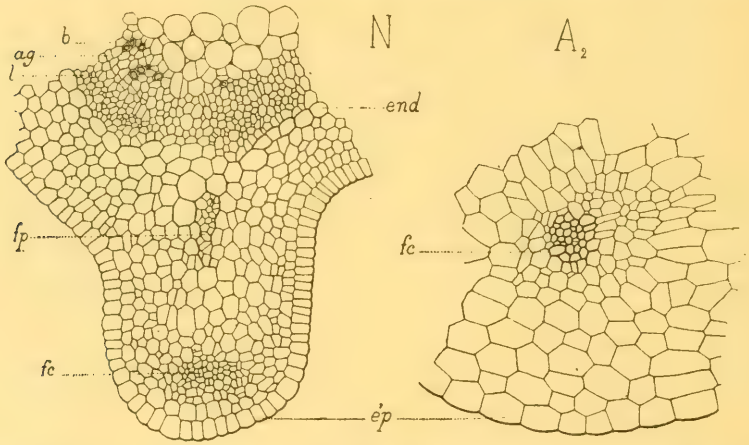


Fig. 137 (N). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 133 (gr. 150).

Fig. 138 (A_2). — Partie inférieure de la coupe représentée par la figure 135 (gr. 150).

ag, assise génératrice interne ; *b*, bois ; *l*, liber ; *fp*, fibres péricycliques ; *fc*, fibres corticales ; *end*, endoderme ; *ép*, épiderme.

secondaire refoulé au dehors par le métaxylème *mb* qui prend beaucoup d'importance. Les fibres péricycliques *fp* deviennent plus grandes et leurs parois se lignifient un peu, mais restent

minces ; elles forment autour de l'anneau vasculaire une zone claire très visible.

Enfin, tout près de la cavité larvaire, en *flb'*, les pôles ligneux *pb* et libériens *l* des faisceaux les plus proches sont très écartés par l'hypertrophie des éléments secondaires et en particulier par le bois non lignifié *bs*.

L'orientation des faisceaux, leur taille de plus en plus grande au fur et à mesure qu'on se rapproche de la cavité larvaire, tout cela prouve bien qu'au début cette cavité a été creusée dans les tissus secondaires produits par l'assise génératrice ; ces tissus ont servi de nourriture au jeune parasite. Plus tard, quand la larve est devenue beaucoup plus grosse, elle a détruit le tissu secondaire sur toute son épaisseur et dévoré même une partie de la moelle. La galle, arrivée à cet état, a été représentée dans les figures 135 et 136.

En résumé, sous l'influence du *Contarinia scoparii*, la tige du *Sarothammus scoparius* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène excite en un point le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse et produit un renflement latéral ayant un plan de symétrie ;*

2° *Le tissu gallaire est formé surtout de bois secondaire non lignifié ;*

3° *L'écorce et la moelle sont fortement hypertrophiées.*

Quercus coccifera L.

Cécidie produite par le *Plagiotrochus fusifex* Mayr.

Plusieurs Hyménoptères appartenant au genre *Plagiotrochus* produisent sur l'axe des chatons de divers Chênes méridionaux des renflements fort accusés. C'est ainsi que le *Plagiotrochus amenti* Tavares contourne et renfle faiblement l'axe des chatons du *Quercus Suber* L., que le *Plagiotrochus fusifex* Mayr déforme les chatons du *Quercus Ilex* L. var. *genuina* Cout., ceux du *Quercus coccifera* L. et de quelques-unes de ses variétés (var. *vera* DC., var. *imbricata* DC.).

Sur le *Quercus coccifera* L., le renflement est fusiforme, glabre, vert à l'état frais ; plus tard il se colore en rouge, puis en marron. Sa surface porte toujours quelques fleurs atrophiées (E, fig. 139) qui sont logées dans de petites anfractuosités. La longueur de la cécidie peut atteindre 20 mm. ; sa section est irrégulièrement arrondie, pluriloculaire et d'un diamètre six à dix fois supérieur à celui de l'axe du chaton. C'est ainsi que l'échantillon choisi pour cette étude avait 3,5 mm. de diamètre, tandis que l'axe ne comptait que 0,6 mm.

Structure de l'axe normal. — La section transversale de l'axe du chaton, pratiquée à quelque distance de la galle (N, fig. 141 et fig. 144), comprend d'abord un épiderme *ép* à petites cellules, très irrégulières de forme et de taille, serrées les unes contre les autres. Les cellules de l'écorce *éc* sont de même irrégulières, les plus

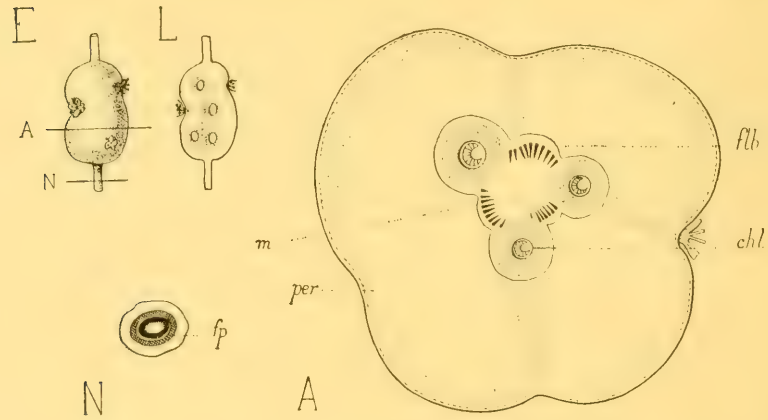


Fig. 139 (E). — Aspect de la cécidie des chatons du Chêne à cochenille (gr. 2).
Fig. 140 (L). — Coupe longitudinale de la cécidie (gr. 2).
Fig. 141 (N). — Schéma de la coupe transversale du chaton normal (gr. 15).
Fig. 142 (A). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie (gr. 15).
flb, anneau vasculaire ; *fp*, fibres péricycliques ; *m*, moelle ; *pér*, périderme ; *chl*, chambre larvaire.

internes étant comprimées radialement et aplaties. Le cylindre central débute par un péricycle continu *fp* formé de cinq ou six épaisseurs de cellules irrégulières à parois minces et lignifiées ; il comprend ensuite un anneau vasculaire formé de 20 à 22 faisceaux

libéro-ligneux, avec formations secondaires continues. Au centre, la moelle *m* n'est composée que de quelques cellules.

Structure de l'axe anormal. — L'œuf est déposé par la femelle du Cynipide dans l'assise génératrice interne. Il en résulte la production d'abondants tissus secondaires qui enveloppent peu à peu la larve et désorganisent l'anneau libéro-ligneux ; le tissu gallaire fait saillie sur le côté, à droite et à gauche d'un plan de symétrie déterminé par la génératrice de la portion non déformée du chaton et par le centre de la cavité larvaire. Mais la galle est très souvent pluriloculaire (A, fig. 142) : les saillies latérales que produisent les tissus hypertrophiés en face de chaque cavité larvaire confluent alors ; la section devient presque circulaire.

Au voisinage de la cavité larvaire *chl* (fig. 143), l'anneau libéro-ligneux est brisé. Les faisceaux *flb*, *flb'* les plus proches sont

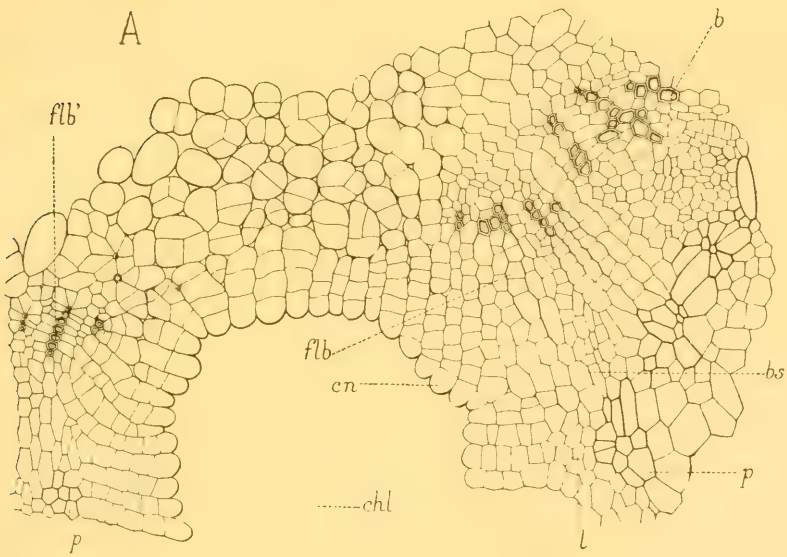


Fig. 143. — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 142, aux environs d'une cavité larvaire *chl* : *flb*, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux écartés l'un de l'autre ; *b*, *bs*, bois ; *l*, liber ; *p*, péricycle ; *cn*, couche nourricière (gr. 150)

beaucoup hypertrophiés, étalés en éventail et deux ou trois fois plus longs que les faisceaux normaux. Les vaisseaux du bois

primaire *b* sont plus gros et plus nombreux qu'à l'état sain, mais ils sont dissociés et écartés les uns des autres. Quant au bois secondaire *bs* il comprend des files de 8 à 12 cellules, non lignifiées pour la plupart, à parois minces, d'un diamètre transversal supérieur au diamètre normal. Les formations secondaires libériennes sont peu importantes, le liber primaire *l* est déformé et indifférencié et les éléments péricycliques *p*, non encore lignifiés, forment en face de chaque faisceau un amas irrégulier de petites cellules à parois épaisses.

Enfin, la cavité larvaire *chl* est bordée par de nombreuses cellules allongées *cn* qui proviennent du fonctionnement de l'assise génératrice et qui se sont disposées en files rayonnantes autour de cette cavité. Elles sont en général cloisonnées plusieurs fois et contiennent un protoplasme très dense et de gros noyaux hypertrophiés, constituant ainsi pour la larve un véritable tissu nourricier.

L'écorce de l'axe du chaton acquiert dans la galle un développement considérable dû à l'hypertrophie de toutes ses parties. Les cellules les plus internes, y compris les cellules endodermiques,

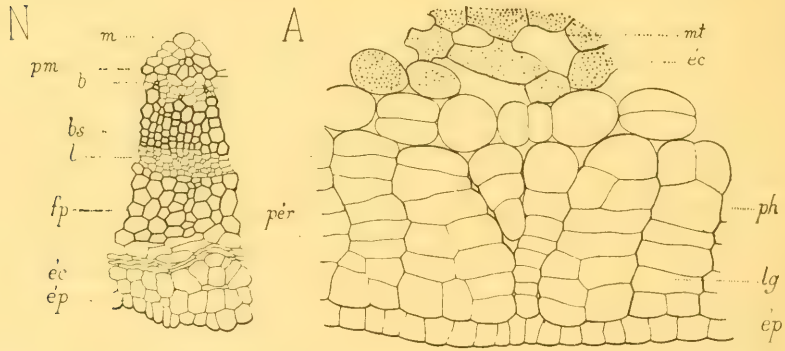


Fig. 144 (N). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 141 (gr. 150).

Fig. 145 (A). — Périderme anormal de la cécidie des chatons du Chêne à cochenille (gr. 150).

b, bs, bois ; *l,* liber ; *fp,* fibres péricycliques ; *pm,* fibres périmédullaires ; *m,* moelle ; *éc,* écorce ; *ép,* épiderme ; *pér,* périderme ; *lg,* liège ; *ph,* phelloderme ; *mt,* méat.

sont très allongées radialement et cloisonnées plusieurs fois. Les cellules de l'écorce moyenne *éc* (en A, fig. 145), sont consi-

dérablement agrandies et leurs méats *mt* sont développés ; par suite des pressions qu'elles supportent, elles se contournent dans tous les sens en donnant un tissu sinueux et lacuneux assez semblable à celui que nous avons vu dans la galle du *Contarinia tiliarum* (fig. 90).

L'assise génératrice subéro-phellodermique fonctionne en outre dans l'assise corticale la plus externe : elle y produit de grandes cellules de périderme *pér* souvent déviées de la direction radiale par les pressions irrégulières qu'elles supportent. L'action parasitaire a ainsi provoqué, dans la partie déformée de l'axe, l'apparition anticipée de liège et de phelloderme.

L'épiderme *ép* comprend des cellules régulières et à parois minces, non lignifiées, beaucoup plus larges que les cellules normales (24 μ au lieu de 9 μ).

En résumé, sous l'influence du *Plagiotrochus fusifex,* l'axe du chaton du *Quercus coccifera* subit les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène excite en un point le fonctionnement de l'assise génératrice interne et amène la production d'une saillie latérale ayant un plan de symétrie ;*

2° *L'anneau vasculaire est brisé et la moelle prend part à l'hypertrophie ;*

3° *L'écorce est hyperplasiée et comporte du tissu lacuneux sinueux ainsi que du périderme.*

Rubus fruticosus L.

Cécidie produite par le *Lasioptera rubi* Heeger.

Les cécidies produites par ce diptère sont parmi les plus communes et connues sur une dizaine d'espèces de *Rubus* ; elles déforment les tiges et les pétioles et consistent en renflements noueux ou allongés, souvent latéraux, à surface non bossuée, mais fendillée longitudinalement. Une section transversale y montre des cavités larvaires peu distinctes contenant des larves orangées qui se métamorphosent dans la cécidie pour en sortir l'année suivante.

1° Galle de la tige.

La galle que j'ai étudiée était jeune ; elle produisait sur le côté de la tige (E, fig. 146) une saillie latérale de 3,5 mm. d'épaisseur et de 16 mm. de longueur.

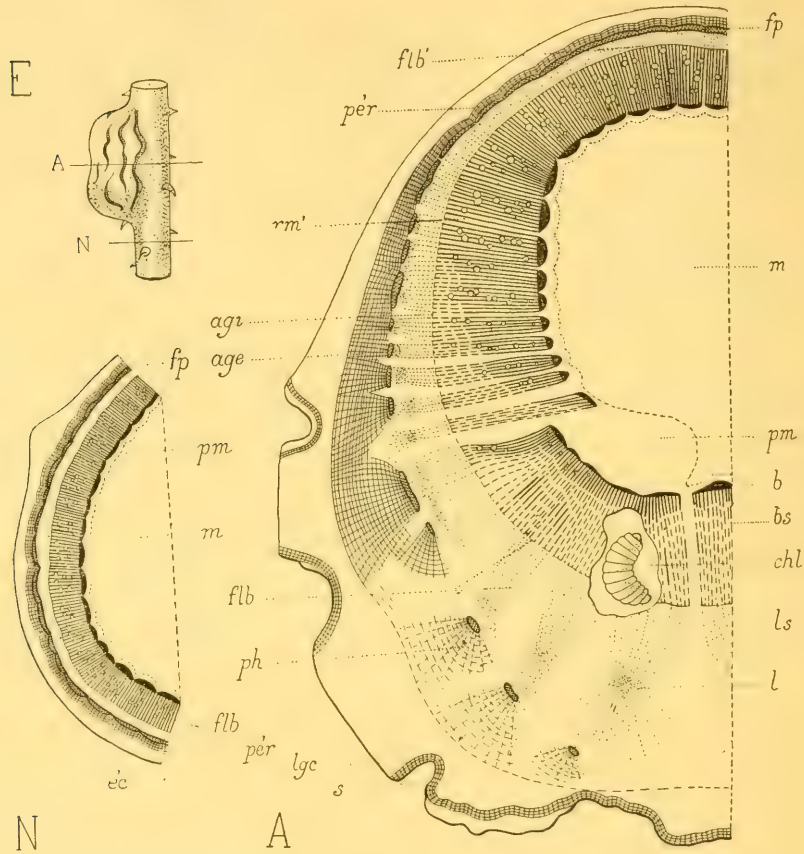


Fig. 146 (E). — Aspect de la cécidie de la tige de Ronce (gr. 1,5).
Fig. 147 (N). — Coupe transversale schématique de la tige normale (gr. 15).
Fig. 148 (A). — Coupe transversale schématique de la cécidie (gr. 15).

flb, *flb'*, anneau vasculaire ; *b*, *bs*, bois ; *l*, *ls*, liber ; *fp*, fibres péricycliques ; *pm*, zone périmédullaire ; *m*, moelle ; *rm'*, rayon médullaire ; *agi*, *age*, assises génératrices interne et externe ; *pér*, périderme ; *ph*, phelloderme ; *lgc*, liège cicatriciel ; *s*, craquelure.

Structure de la tige normale. — Sa section a un diamètre de 4,2 mm. ; elle comprend une moelle *m* (en N, fig. 147) très épaisse,

de 3 mm. environ de diamètre, dont les grandes cellules sont groupées en rosette autour des cellules du réseau tannifère.

L'anneau vasculaire *flb* possède un très grand nombre de gros faisceaux libéro-ligneux à formations secondaires bien développées. Aux extrémités de chaque faisceau, la zone périmédullaire *pm* est sclérifiée et les fibres péricycliques *fp* forment un arc résistant adossé à un périderme *pér* qui ne comprend encore que deux cloisons. Les cellules internes de l'écorce sont petites, arrondies et séparées par de grands méats ; celles des trois assises les plus externes sont collenchymateuses (*co*, en N, fig. 149). Enfin, l'épiderme *ép* est formé de cellules de largeur variable.

Structure de la galle. — Un coup d'œil jeté sur une coupe transversale pratiquée au milieu de la cécidie (en A, fig. 148) montre que l'action cécidogène développée par le parasite se fait sentir sur une partie de l'assise génératrice *agi* ; il en résulte une active formation de tissus gallaires qui, ne pouvant se développer du côté de la moelle et de l'anneau vasculaire peu altérés tous les deux, constituent alors une saillie latérale ayant un plan de symétrie. Ce plan est déterminé par la génératrice médiane de la région non déformée de la tige et par le centre de la cavité larvaire ; il passe également par l'axe de la tige.

Dans la région de la coupe diamétralement opposée à celle où l'action du parasite se fait sentir, en *flb'*, la moelle *m* n'est pas modifiée et les formations secondaires libéro-ligneuses sont un peu plus développées que dans la tige normale ; les arcs péricycliques *fp* sont un peu écartés les uns des autres. Enfin, l'assise génératrice externe *pér* a fonctionné déjà et donné trois ou quatre cellules de phelloderme *ph* (en A_1, fig. 150), contre une ou deux cellules de liège *lg*. L'écorce n'est pas du tout modifiée.

Au fur et à mesure qu'on s'écarte à droite et à gauche de cette région peu modifiée pour gagner la zone parasitée, on trouve que l'assise génératrice interne *agi* (A, fig. 148) a fonctionné avec une intensité toujours croissante. Les faisceaux libéro-ligneux présentent des couches épaisses de bois secondaire et de liber secondaire et sont de plus en plus séparés les uns des autres par l'hypertrophie des rayons médullaires *rm'*.

Le voisinage de la larve se signale, quand on dépasse la région médiane de la tige, par l'absence de lignification pour les dernières

couches de bois secondaire *bs*; cette modification s'accentue

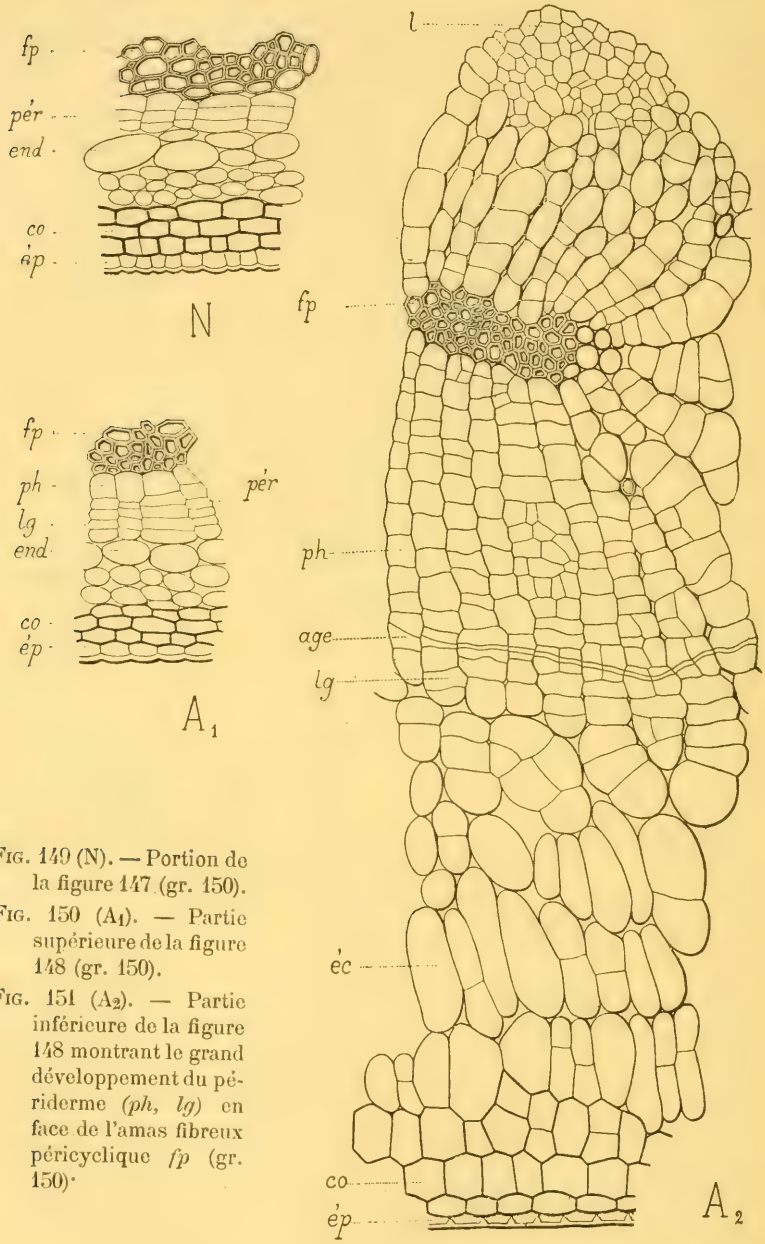


FIG. 149 (N). — Portion de la figure 147 (gr. 150).

FIG. 150 (A_1). — Partie supérieure de la figure 148 (gr. 150).

FIG. 151 (A_2). — Partie inférieure de la figure 148 montrant le grand développement du périderme *(ph, lg)* en face de l'amas fibreux péricyclique *fp* (gr. 150).

tellement autour de la cavité larvaire *chl* qu'on ne trouve plus que quelques files très courtes de bois secondaire lignifié, disséminées dans les faisceaux libéro-ligneux *flb*. Les vaisseaux ligneux les plus rapprochés de la moelle sont assez réguliers, lignifiés et par suite peu altérés, parce qu'ils avaient déjà atteint tout leur développement quand la larve a commencé à agir sur la tige.

C'est dans le tissu gallaire, à parois cellulosiques, à contenu cellulaire riche en protoplasme, que se trouve la cavité larvaire *chl* dont le contour est toujours irrégulier et dont la taille augmente considérablement au fur et à mesure que la galle avance en âge.

L'action parasitaire est si intense, bien souvent, et l'hypertrophie des tissus secondaires si considérable que la zone périmédullaire *pm* se trouve aussi modifiée : une large plage de tissu très cloisonné et complètement cellulosique fait saillie dans la moelle, réduisant quelque peu son étendue.

Pendant que l'assise génératrice interne *agi* fonctionne avec activité autour de la larve et produit la plus grande partie des tissus gallaires, l'assise génératrice subéro-phellodermique *age* prend un certain développement : le nombre des cellules du périderme augmente, au fur et mesure qu'on s'éloigne de la portion de tige restée normale, pour arriver, au niveau de la cavité larvaire, à donner des files d'une trentaine de cellules. Ces files sont composées en grande partie de cellules phellodermiques qui rayonnent autour des amas de fibres péricycliques lignifiées, à parois épaisses. Quelques cellules se lignifient de place en place dans les files de phelloderme et constituent, en dehors du péricycle, de petites zones résistantes.

Entre le liber primaire *l* et les fibres péricycliques, des files de 15 à 20 cellules rayonnent à partir du pôle libérien.

La figure 151 (A_2) représente à un fort grossissement la portion de la tige déformée comprise entre le liber primaire *l* et l'épiderme *ép*, dans la région où l'assise génératrice externe *age* cesse de fonctionner régulièrement.

Enfin, juste en face de la cavité larvaire, c'est-à-dire aux environs du plan de symétrie, l'assise génératrice externe, comme l'assise génératrice interne, ne fonctionne plus que d'une façon discontinue et ne produit de longues files rayonnantes de cellules qu'en face des arcs péricycliques.

A l'extérieur de toutes ces productions secondaires anormales, l'écorce a acquis dans la région la plus hypertrophiée une épaisseur quatre à six fois aussi grande que celle de l'écorce normale ; cet accroissement tient surtout à l'allongement radial (80 μ au lieu de 15 μ) et au cloisonnement perpendiculaire de toutes les cellules de la région moyenne (*éc*, fig. 151). Les cellules les plus internes du collenchyme *co* s'allongent aussi beaucoup radialement (50 μ au lieu de 15 μ), mais sans modifier leur largeur ; la couche externe seule conserve ses cellules intactes. L'épiderme *ép* a des cellules plus larges que dans la tige normale, mais à parois externes moins bombées.

De place en place, l'écorce hyperplasiée n'a pu suivre l'accroissement de volume qui s'est manifesté dans le cylindre central : elle s'est alors fendue suivant des lignes longitudinales irrégulières. Ce sont ces craquelures que l'on aperçoit à la surfacede la galle (fig. 146) et qui lui donnent un aspect si différent de la cécidie produite par le *Diastrophus rubi* Hartig sur la même plante. Le grand dessin d'ensemble (A, fig. 148) montre que l'écorce s'est immédiatement protégée de ces fentes *s* par des arcs de liège cicatriciel *lgc*.

2° Galle du pétiole.

La galle que j'ai étudiée (E, fig. 152) était presque sphérique et déjà de la grosseur d'une noisette ; son diamètre atteignait 12 mm., tandis que celui du pétiole n'arrivait pas à 2 mm. ; sa surface était sillonnée de craquelures longitudinales et portait encore quelques petits aiguillons.

Structure du pétiole normal. — En section transversale (N, fig. 153), celui-ci montre un gros faisceau libéro-ligneux médian *flb* et de chaque côté quatre ou cinq faisceaux plus petits *flb'*. Ils sont tous isolés par des rayons médullaires *rm* assez larges et adossés à des arcs *fp* de fibres péricycliques à parois épaisses ; leur bois secondaire est très développé. Enfin, au centre, la moelle *m* est presque circulaire et son diamètre est de 0,5 mm.

Le détail de la partie interne de l'un des petits faisceaux est donné en N (fig. 155).

Structure de la galle. — Un simple coup d'œil jeté sur la coupe de la cécidie permet de voir un extraordinaire enchevêtrement de faisceaux dissociés dont tous les débris rayonnent dans des directions variées (A, fig. 154). On peut cependant reconnaître presque au centre un amas de cellules claires *m* correspondant à la moelle et dont les

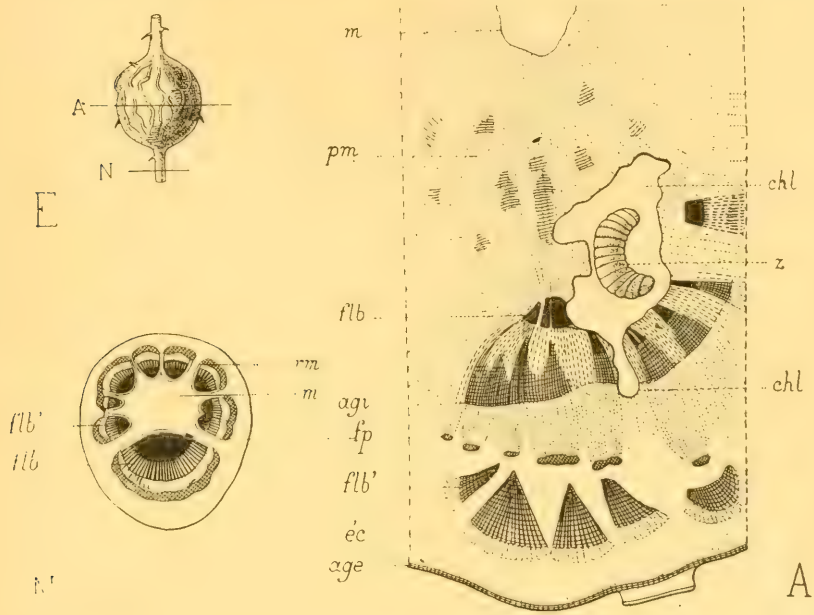


Fig. 152 (E). — Aspect de la cécidie du pétiole de Ronce (gr. 1).

Fig. 153 (N). — Schéma de la coupe transversale du pétiole normal (gr. 15).

Fig. 154 (A). — Schéma d'une partie de la coupe transversale médiane de la cécidie (gr. 15).

flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *agi*, assise génératrice interne ; *fp*, fibres péricycliques ; *pm*, zone périmédullaire ; *m*, moelle ; *rm*, rayon médullaire ; *éc*, écorce ; *age*, assise génératrice externe ; *chl*, *chl'*, chambres larvaires primitive et définitive ; *z*, larve.

dimensions ont peu varié ; on reconnaît également, dans la partie la plus hypertrophiée du pétiole, une cavité larvaire irrégulière *chl*, *chl'* située entre quelques faisceaux libéro-ligneux dissociés (tels que *flb*) et plongée au milieu d'un tissu cellulosique *pm* dont les nombreuses cellules sont alignées en longues files depuis la base des faisceaux jusqu'à la moelle.

A l'extérieur de cette région, et surtout aux environs de la

cavité larvaire, les faisceaux sont étalés en éventail ; leur assise génératrice libéro-ligneuse *agi* fonctionne activement et refoule vers l'extérieur les amas fibreux péricycliques *fp* qui eux-mêmes se scindent en plusieurs paquets. Enfin, derrière ce péricycle, de larges faisceaux étalés *flb'* existent de place en place et repoussent l'écorce craquelée *éc*, limitée par l'assise subéreuse *age*.

Ici, comme dans la galle de la tige, un plan de symétrie, déterminé par le centre de la cavité larvaire et par la génératrice médiane de la portion la moins déformée du pétiole, tente de s'ébaucher ; mais la symétrie des tissus gallaires n'est pas aussi nette que dans l'exemple précédent parce que les faisceaux libéro-ligneux du pétiole, ne formant pas un anneau continu, ont été facilement éloignés les uns des autres par l'hypertrophie des rayons médullaires qui les séparaient.

La déformation des faisceaux libéro-ligneux se produit là comme pour la tige : l'influence parasitaire ne s'étant fait sentir qu'un peu après la lignification du bois primaire et de quelques éléments secondaires, la base de ces faisceaux n'a pas été modifiée ; au contraire, les formations secondaires les plus récentes se sont produites dans des conditions anormales et ont fourni de nombreuses cellules de bois secondaire aplaties radialement et lignifiées en partie. Il en a été de même pour les fibres péricycliques qui ont été séparées en petits paquets. Les formations secondaires rayonnantes qui les entourent ont pris dans la galle du pétiole une part presque aussi active à la formation des tissus gallaires que dans la cécidie de la tige.

La plus grande partie du pétiole hypertrophié est constituée par les tissus cellulosiques *pm* qui s'étendent autour de la moelle jusqu'aux faisceaux libéro-ligneux et dans lesquels la larve s'est établie (en *chl'*) quand elle eut atteint une certaine taille. Pour connaître l'origine de ce tissu *pm*, il faut s'adresser à une galle très jeune. On voit alors, autour de la moelle, le tissu périmédullaire fortement hyperplasié en face des faisceaux libéro-ligneux, mais surtout en face du gros faisceau médian.

La figure 155 (N) représente les pôles ligneux *pb* d'un faisceau normal et les rangées 1, 2, 3 de cellules comprises entre ces pôles et la moelle *m*. Les cellules de la rangée numérotée 1 sont un peu allongées dans la galle jeune (en A_1, fig. 156). Celles de la deuxième rangée (2) s'allongent radialement et se cloisonnent dans une

direction perpendiculaire ; leurs parois et leurs cloisons sont beaucoup plus épaisses vers le faisceau qu'à leur autre extrémité, ce qui prouve que leur différenciation s'est faite dans la direction de la moelle ; la longueur de ces cellules passe de 7 μ à 85 μ. Les cellules de la troisième assise (3) se cloisonnent de même et se différencient dans le même sens.

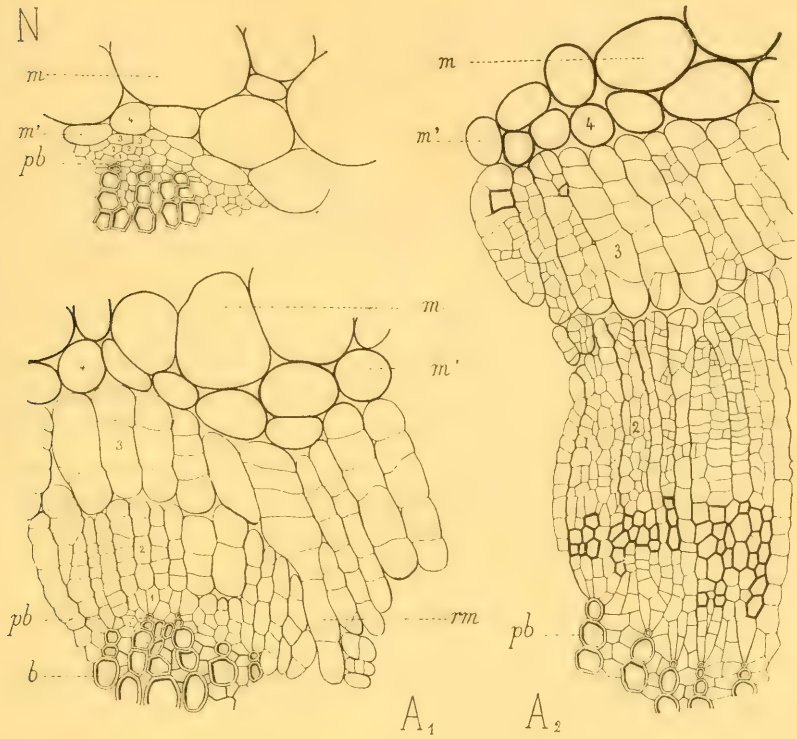


Fig. 155 (N). — Zone périmédullaire d'un faisceau normal du pétiole de Ronce (gr. 150).

Fig. 156 (A_1). — La même zone dans un faisceau d'une jeune cécidie (gr. 150).

Fig. 157 (A_2). — La même zone dans une cécidie plus âgée (gr. 150).

pb, pôle ligneux ; *b*, bois ; *rm*, rayon médullaire ; *m*, *m'*, moelle.

A un état un peu plus avancé, tel que le représente la figure 157 (A_2), on distingue encore bien les deux assises 2 et 3 dont les cellules sont devenues très longues (230 μ et 150 μ) et ont conservé des parois épaisses facilement reconnaissables. Ces cellules, se sont de plus, divisées longitudinalement en même temps que transversalement et

toutes sont alors formées d'un nombre considérable de petites cellules assez régulièrement empilées. Quelques-unes même de ces petites cellules, voisines des pôles ligneux, ont lignifié et épaissi leurs parois.

C'est le développement exagéré de ces assises 2 et 3 qui constitue le tissu central de la galle (en *pm*, fig. 154) autour de la cavité larvaire définitive *chl'*.

En résumé, sous l'influence du *Lasioptera rubi*, la tige et le pétiole du *Rubus fruticosus* présentent les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène excite en un point le fonctionnement de l'assise génératrice interne et détermine la production d'un renflement latéral ayant un plan de symétrie ;*

2° *Les tissus gallaires produits consistent principalement en bois secondaire non lignifié ;*

3° *L'assise génératrice externe de la tige fonctionne avec activité du côté de la larve et produit surtout du phelloderme ;*

4° *La galle du pétiole présente en outre une grande dissociation de tous les faisceaux libéro-ligneux et une hypertrophie énorme de leur zone périmédullaire ;*

5° *L'écorce s'hypertrophie et se crevasse longitudinalement.*

Brassica oleracea L.

Cécidie produite par le *Ceuthorrhynchus pleurostigma* Marsh.

Les larves de ce Coléoptère produisent à la base de la tige des jeunes choux des cécidies hémisphériques ayant la taille d'une noisette et qui, par leur réunion, peuvent donner un renflement de la grosseur du poing.

L'échantillon que j'ai choisi pour cette étude (E, fig. 158) a une section ovalaire dont les dimensions sont 13 et 10 mm. (A, fig. 160). La partie la plus large de l'ovale constitue la galle proprement dite et contient la cavité larvaire *chl* ; l'écorce et le cylindre central de la portion étroite conservent à peu près les rapports qu'ils ont dans la tige normale, mais tous leurs éléments sont un peu hypertrophiés :

la longueur des faisceaux libéro-ligneux est de 27 mm. au lieu 16 mm., l'épaisseur de l'écorce atteint 0,8 mm. au lieu de 0,5.

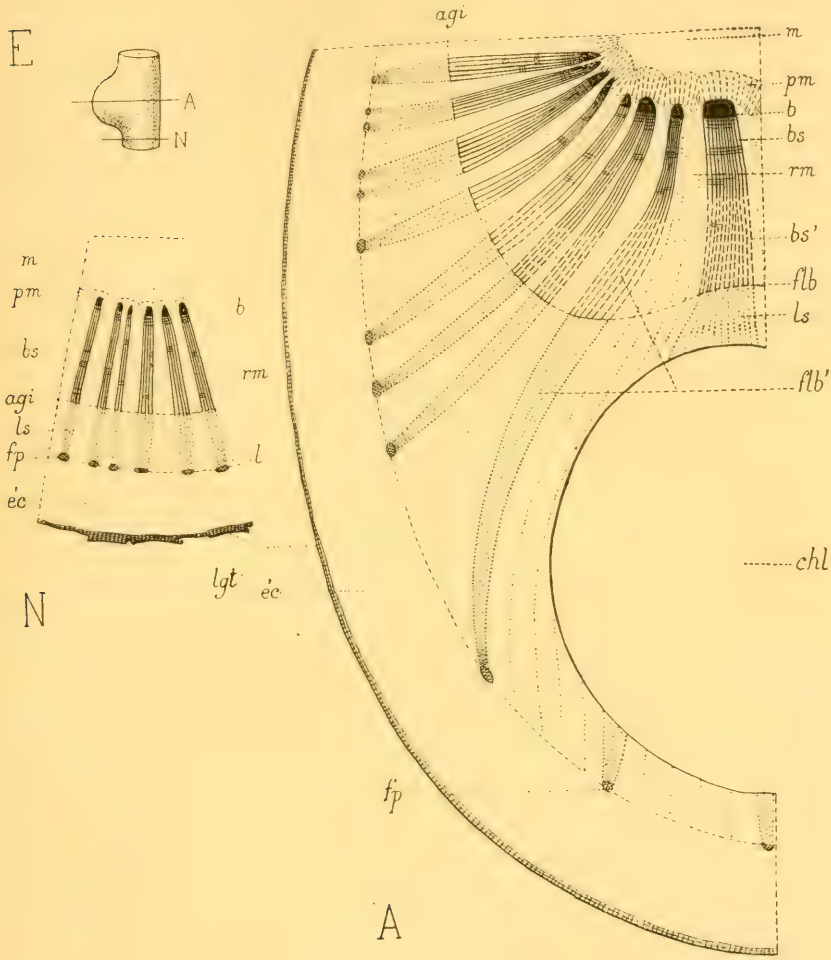


Fig. 158 (E). — Aspect de la cécidie de la tige de Chou (gr. 1).
Fig. 159 (N). — Coupe transversale schématique de la tige normale (gr. 15).
Fig. 160. (A). — Coupe transversale schématique de la cécidie (gr. 15).

flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *agi*, assise génératrice interne ; *b*, *bs*, *bs'*, bois ; *l*, *ls*, liber ; *fp*, fibres péricycliques ; *pm*, zone périmédullaire ; *rm*, rayon médullaire ; *m*, moelle ; *éc*, écorce ; *lgt*, liège de la tige ; *chl*, chambre larvaire.

Comme dans tous les cas étudiés jusqu'à présent, l'action cécidogène développée par le parasite s'est traduite du côté où il est situé

par une abondante production de tissus secondaires. La partie opposée de la tige étant peu déformée joue le rôle de point d'appui. Les tissus gallaires sont repoussés latéralement dans le plan de symétrie déterminé par la génératrice médiane de la région non déformée de la tige et par le centre de la cavité larvaire ; ce plan passe lui-même par l'axe de la tige.

La cavité larvaire *chl* a 3,5 mm. de diamètre et contient la grosse larve blanche du Coléoptère. Elle est entourée par des tissus qui proviennent du fonctionnement de l'assise génératrice interne ; ces tissus sont eux-mêmes séparés du bord de la galle par les fibres péricycliques *fp*, disposées en amas fortement écartés les uns des autres, et par une écorce dont l'épaisseur reste à peu près constante autour de la cécidie.

Les faisceaux libéro-ligneux situés de ce côté sont très modifiés. Les plus rapprochés du plan de symétrie (en *flb*) sont beaucoup plus larges que les autres et plus espacés entre eux par l'hyperplasie des rayons médullaires *rm*. Leur partie centrale, comprenant le bois primaire *b*, est simplement hypertrophiée et les vaisseaux y sont écartés les uns des autres. Plus à l'extérieur, le bois secondaire *bs* des faisceaux est assez régulier sur une épaisseur d'une vingtaine de cellules environ et ressemble au bois secondaire normal : les cellules du parenchyme secondaire non lignifié, un peu plus allongées que les cellules normales (30 à 40 μ au lieu de 18 μ), entourent de place en place des amas de vaisseaux ligneux à parois épaisses et de fibres ligneuses disposées sans ordre. Le bois secondaire n'est plus composé au delà, en *bs'*, que de cellules irrégulières, mal alignées en files, très agrandies (100 μ), allongées radialement et souvent munies de cloisons tangentielles ; il ne contient que de rares vaisseaux isolés. Enfin, près de la cavité larvaire, les cellules dans lesquelles fonctionne l'assise génératrice sont courtes, aplaties et souvent rejetées sur le côté.

Cette distinction du bois secondaire en deux régions *bs* et *bs'*, l'une très peu modifiée, l'autre profondément altérée, tient à l'action de la larve. Quand celle-ci est jeune et que son action cécidogène commence seulement à se faire sentir, le bois secondaire est peu modifié : d'où *bs*. Plus tard, l'action parasitaire prend une intensité en rapport avec la taille de la larve, l'assise génératrice fonctionne d'une façon anormale et le bois secondaire est complètement déformé : d'où *bs'*.

Au fur et à mesure qu'on s'éloigne du plan de symétrie pour se rapprocher de la région opposée de la tige, les faisceaux libéro-ligneux diminuent graduellement de longueur (en *flb'*). En même temps, la partie normale du bois secondaire se rétrécit ; les vaisseaux ligneux y augmentent en nombre et leur répartition s'uniformise comme dans la tige normale, ce qui indique un fonctionnement plus régulier de l'assise génératrice. La région libérienne subit la même réduction.

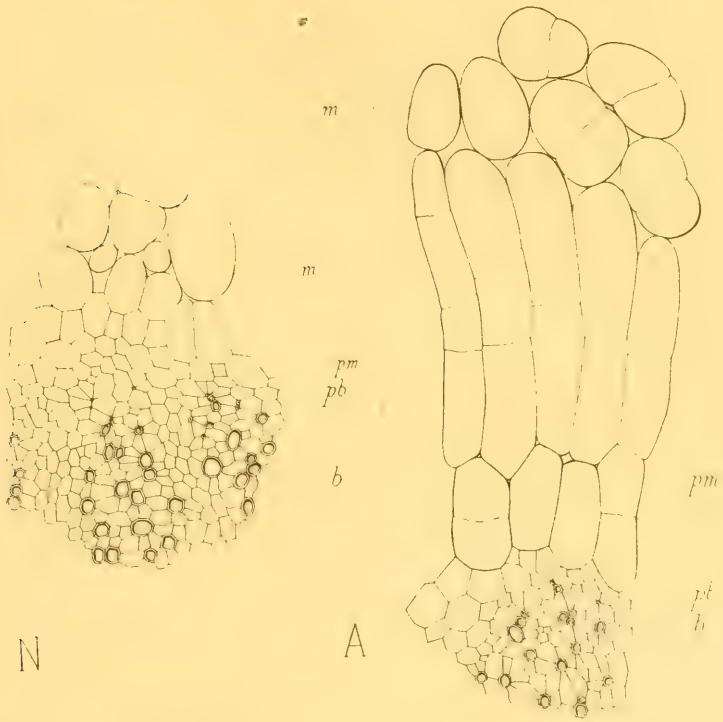


Fig. 161 (N). — Zone périmédullaire normale de la tige de Chou (gr. 150
Fig. 162 (A). — La même zone dans la cécidie caulinaire (gr. 150).

pb, b, bois ; *pm,* zone périmédullaire ; *m,* moelle.

L'action cécidogène ne se localise pas à l'anneau vasculaire, mais s'étend aussi à la partie la plus rapprochée de la zone périmédullaire *pm* et de la moelle *m*. En face des faisceaux modifiés, les cellules de la zone périmédullaire *pm* (en A, fig. 162) s'allongent dans des proportions énormes : celles qui sont les plus rapprochées

des pôles ligneux *pb* ont une seule cloison tangentielle tandis que celles qui les suivent en ont deux ou trois ; au delà, vers le centre, les cellules en contact avec la moelle et les cellules médullaires elles-mêmes *m* restent plus petites, se cloisonnent encore parfois, mais ne s'orientent plus radialement

Nous voyons ici, comme nous l'avons déjà constaté plusieurs fois ailleurs, que le faisceau libéro-ligneux tout entier est modifié, aussi bien dans sa partie fondamentale autour des pôles ligneux et libériens que dans ses tissus secondaires.

En résumé, sous l'action du *Ceuthorrhynchus pleurostigma*, la tige du *Brassica oleracea* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène excite en un point le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse et amène la production d'une saillie latérale ayant un plan de symétrie ;*

2° *Le tissu gallaire est composé surtout de bois secondaire non lignifié et de liber secondaire ;*

3° *Du côté de la larve, la zone périmédullaire et les rayons médullaires sont fortement hypertrophiés et cloisonnés.*

Glechoma hederacea L.

Cécidie produite par l'*Aulax Latreillei* Kieff.

On sait que le plus souvent les galles de cet Hyménoptère déforment les feuilles du Lierre terrestre ; elles consistent en renflements sphériques, charnus, de la grosseur d'un pois à celle d'une noix, d'aspect rosé, abondamment couverts de poils, et renferment une ou plusieurs loges à parois dures. La cécidie se trouve plus rarement sur la tige : elle fait alors saillie sur le côté (E, fig. 163).

Structure de la tige normale. — La section d'une tige normale est un carré de 1,2 mm. de côté (N, fig. 164 et fig. 166) dont les angles, arrondis et saillants, sont renforcés par de puissants cordons de collenchyme *co*. Les autres cellules corticales *éc* sont arrondies et séparées par de grands méats.

La moelle *m* est très homogène et entourée par un anneau

vasculaire qui comporte, en face des angles, quatre gros faisceaux libéro-ligneux *flb*.

Structure de la tige anormale. — C'est dans l'assise génératrice de l'un de ces gros faisceaux d'angle *flb* (en A, fig. 165) que l'*Aulax*

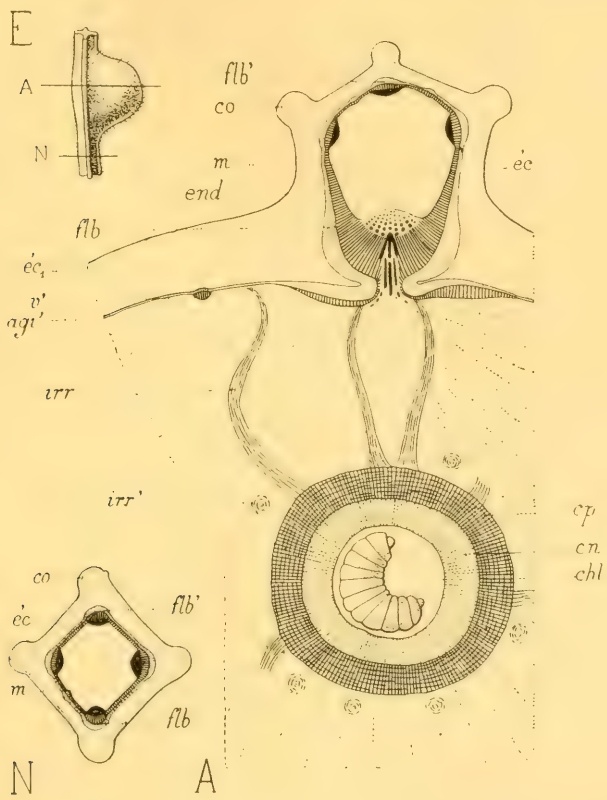


Fig. 163 (E). — Aspect de la cécidie de la tige de *Glechoma hederacea* (gr. 1).

Fig. 164 (N). — Coupe transversale schématique de la tige normale (gr. 15).

Fig. 165 (A). — Coupe transversale schématique de la cécidie (gr. 15).

flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *agi'*, assise génératrice interne ; *irr*, *irr'*, faisceaux d'irrigation ; *v'*, faisceau accessoire ; *m*, moelle ; *end*, endoderme ; *éc*, *éc*$_1$, écorce ; *co*, collenchyme ; *cp*, couche protectrice ; *cn*, couche nourricière ; *chl*, chambre larvaire.

dépose son œuf ; l'action cécidogène qui s'exerce autour de la petite larve détermine une hypertrophie considérable de la partie ligneuse

du faisceau et un actif fonctionnement de l'assise génératrice. La région *flb'* non déformée, comprenant les trois autres faisceaux, joue le rôle de point fixe : tous les tissus qui prennent naissance autour de la larve sont repoussés latéralement et constituent une énorme saillie ovoïde, de 10 à 12 mm. de diamètre. Cette masse gallaire possède un plan de symétrie déterminé par la génératrice de l'un des angles de la tige (*flb'*) et par le centre de la cavité larvaire *chl*. Ce plan passe également par le milieu du gros faisceau hypertrophié *flb* et par l'axe de la tige.

Le gros faisceau libéro-ligneux *flb* est seul intéressé par le développement de la galle. Sa taille atteint presque dix fois celle d'un faisceau normal. Du côté du centre de la tige, il est séparé de la moelle *m* (en A, fig. 167) par une large zone périmédullaire *pm* à éléments hypertrophiés. Les vaisseaux annelés et spiralés de son bois primaire *b* sont beaucoup plus gros que dans la tige normale et disséminés au milieu du parenchyme *pr* ; la disposition rayonnante des cellules autour des pôles ligneux *pb* est fortement accentuée (comparer les figures 166 et 167).

C'est exactement au milieu, dans le plan de symétrie, que le faisceau présente la plus grande modification (fig. 167) : les vaisseaux du bois primaire de la rangée ligneuse médiane sont plus écartés les uns des autres que partout ailleurs. Après le cinquième vaisseau, les cellules parenchymateuses *pr'* s'allongent énormément dans le plan de la coupe. Il en est de même des vaisseaux spiralés *vs* qui font suite et dont quelques-uns atteignent jusqu'à 280 μ de longueur ; l'épaississement spiralé peut être double ou triple dans le même vaisseau. Souvent même l'un d'eux possède des ornements différents à ses deux extrémités : spirale à l'une, réticulations à l'autre ; c'est justement cet aspect que présente le vaisseau *vs*. Ces longs vaisseaux spiralés peuvent être latéralement en contact avec de gros vaisseaux ponctués *vp* constituant le bois secondaire.

Entre les vaisseaux spiralés et la cavité larvaire, ce sont de grandes cellules à parois épaisses, un peu lignifiées, qui forment la partie principale du renflement gallaire. Il faut donc considérer celui-ci comme dérivant tout entier du fonctionnement exagéré de la petite portion d'assise génératrice exactement située dans le plan de symétrie du gros faisceau.

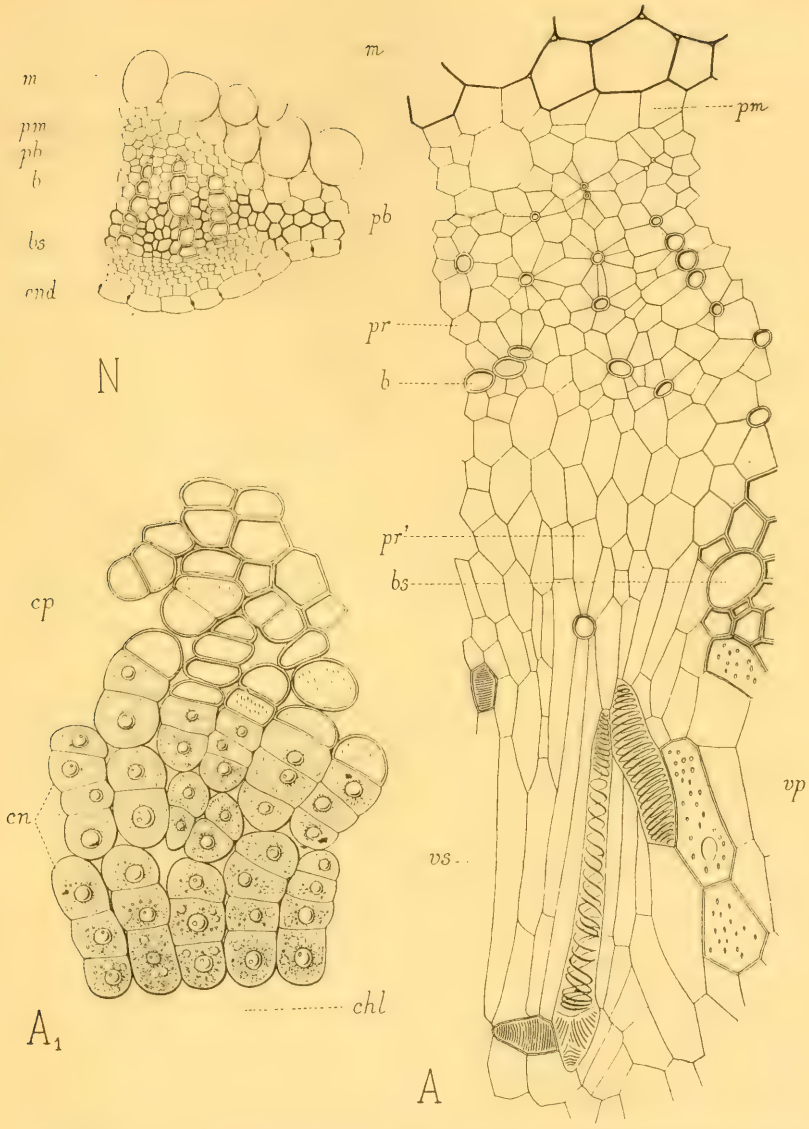


Fig. 166 (N). — Faisceau libéro-ligneux de la tige normale de *Glechoma* (gr. 150).

Fig. 167 (A). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 165, montrant l'hyperplasie considérable du bois primaire (*pb, b, vs*) du faisceau libéro-ligneux (gr. 150).

Fig. 168 (A_1). — Fragment de la couche nourricière *cn* et de la couche protectrice *cp*, indiquant les relations qui existent entre leurs cellules (gr. 150).

vs, vaisseau spiralé ; *vp*, vaisseau ponctué ; *bs*, bois secondaire.

Les deux autres parties de l'assise génératrice du gros faisceau, restées en relation avec la région non déformée de la tige, sont brusquement recourbées (en A, fig. 165) et produisent deux boucles fermées par un endoderme très net *end*; dans l'intérieur de ces boucles, l'assise génératrice donne du liber qui vient s'adosser au liber des parties latérales du gros faisceau.

Autour de la masse gallaire sphérique, se trouvent de petits faisceaux *v'* reliés entre eux par de longs éléments vasculaires. Chaque petit faisceau est très aplati et très allongé (en A_2, fig. 168); il comprend quelques vaisseaux de bois primaire *v'*, surmontés par du bois et du liber secondaires peu développés.

A l'intérieur de cet anneau vasculaire *agi'* (en A, fig. 165), le tissu de la galle est traversé par de petits faisceaux *irr*, à course irrégulière mais à direction rayonnante, qui vont irriguer la région larvaire et qui sont en relation avec un autre cercle de petits faisceaux *irr'* à section circulaire. La partie ligneuse de ces petits faisceaux est enfin en rapport, plus au centre de la galle, avec une couche sclérreuse protectrice *cp* formée de cellules ponctuées, à parois minces, ayant environ 50 μ de diamètre.

Lorsque les cellules de l'assise protectrice sont très jeunes, elles se montrent alignées en files rayonnant du centre de la cavité larvaire et en relation directe avec les cellules plus internes de la couche nutritive *cn*. Ces dernières cellules ont des parois minces, cellulosiques et leur taille est de 60 à 70 μ; elles contiennent un protoplasme riche en matières grasses et un gros noyau hypertrophié de 18 μ de diamètre (A_1, fig. 168); elles servent de nourriture à la larve.

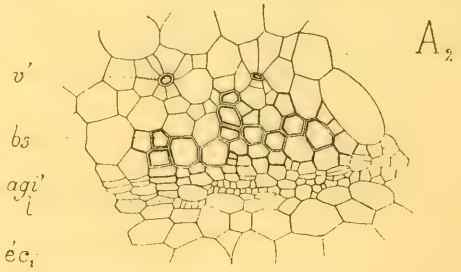


Fig. 168bis (A_2). — Petit faisceau accessoire de la cécidie : *v'*, *bs*, bois ; *l*, liber ; *agi'*, assise génératrice interne ; *éc*$_1$, écorce (gr. 150).

Notons enfin en passant que ce sont les petits faisceaux d'irrigation *irr* décrits plus haut qui forment dans la galle sèche les tractus ligneux tenant la coque sclérreuse suspendue au centre de la cécidie.

L'écorce de la galle *éc*$_1$ (en A, fig. 165) est trois ou quatre fois

aussi épaisse que l'écorce de la tige ; elle comporte des cellules très allongées tangentiellement (jusqu'à 150 μ). Elle est recouverte par les cellules épidermiques hypertrophiées.

En résumé, sous l'influence de l'*Aulax Latreillei*, la tige du *Glechoma hederacea* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène, se faisant sentir sur une partie de l'assise génératrice du gros faisceau libéro-ligneux d'un angle, détermine la production d'une forte saillie latérale ayant un plan de symétrie ;*

2° *Les tissus gallaires produits contiennent deux zones vasculaires circulaires, réunies par de petits faisceaux qui irriguent, autour de la cavité larvaire, une couche protectrice scléreuse et une couche nourricière ;*

3° *L'écorce de la région déformée est hypertrophiée.*

Cytisus albus Link.

Cécidie produite par l'*Agromyza Kiefferi* Tavares.

Description et évolution de la galle.

La déformation produite par ce diptère consiste en un renflement unilatéral, légèrement fusiforme, des pousses du Cytise blanc (E, fig. 169). Ce renflement a de 20 à 25 mm. de longueur sur 6 à 8 mm. d'épaisseur et affecte quelquefois plusieurs entre-nœuds ; sa surface est colorée en vert et garnie de sillons qui continuent ceux de la tige.

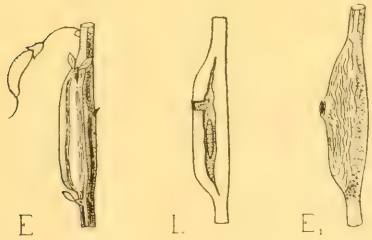


Fig. 169 (E). — Aspect de la cécidie de la tige de Cytise blanc (gr. 1).

Fig. 170 (L). — Coupe longitudinale de la cécidie caulinaire (gr. 1).

Fig. 171 (E_1). — Aspect d'une cécidie âgée et éclose (gr. 1).

On ne sait pas encore dans quelles conditions éclôt l'œuf de l'Agromyzine ; toujours est-il que la déformation apparaît pendant les mois de septembre, octobre et novembre, sur les pousses de la première année et que l'adulte en

sort l'année d'après, en mai ou juin. A ce moment, la galle est un peu desséchée, sa surface est sillonnée de nombreuses rides longitudinales irrégulières (E_1, fig. 171) et elle présente un trou d'éclosion circulaire, au sommet d'un léger mamelon.

En coupe longitudinale (L, fig. 170), la cécidie montre une cavité allongée, étroite, terminée en pointe aux deux extrémités et garnie de parois épaisses ; si la nymphe se trouve encore à l'intérieur de la cavité larvaire, c'est-à-dire si l'éclosion n'a pas eu lieu, le conduit circulaire creusé par la larve pour la sortie de l'adulte est fermé par une fine membrane : c'est l'épiderme respecté par la larve et que l'adulte brisera pour quitter la cécidie.

Mes échantillons proviennent des environs de S. Fiel, en Portugal.

Anatomie de la galle.

Premier exemple. — La cécidie choisie a été cueillie pendant la deuxième année, un peu avant la sortie de l'adulte. Une section transversale pratiquée en son milieu (en A_1, fig. 174) est presque circulaire et de diamètre environ deux fois plus grand que celui de la tige normale (N, fig. 172) ; il atteint 2,4 mm. au lieu de 1,3.

Une forte assise subéreuse a fonctionné autour de la galle dans la couche corticale externe et rendu le bord de la coupe plus régulier. De place en place, adossés à cette assise, se trouvent des amas fibreux *fc* (fig. 174), en forme de triangle isocèle à pointe tournée vers l'intérieur, qui représentent les cordons scléreux corticaux des ailes de la tige normale. Plus au centre, on distingue encore facilement un cercle presque régulier de petits amas de fibres péricycliques *fp* ; ce cercle contient, d'une part, un tissu très abondant, assez homogène, formé de très nombreuses petites cellules au milieu desquelles se trouve la cavité larvaire irrégulière, et contient, d'autre part, la moelle *m* entourée des couches ligneuses.

Tout cet ensemble présente nettement un plan de symétrie déterminé par le centre de la cavité larvaire *chl* et par la génératrice médiane de la région non déformée de l'écorce. Ce plan passe également par le milieu de la moelle, c'est-à-dire par l'axe de la tige.

L'anneau vasculaire présente deux assises ligneuses, l'une de bois secondaire de première année bs_1, l'autre de bois secondaire de deuxième année bs_2 ; toutes deux s'épaississent au fur et à

mesure qu'on s'éloigne du plan de symétrie pour se rapprocher de la région centrale de la galle. Puis, brusquement, en face de la cavité

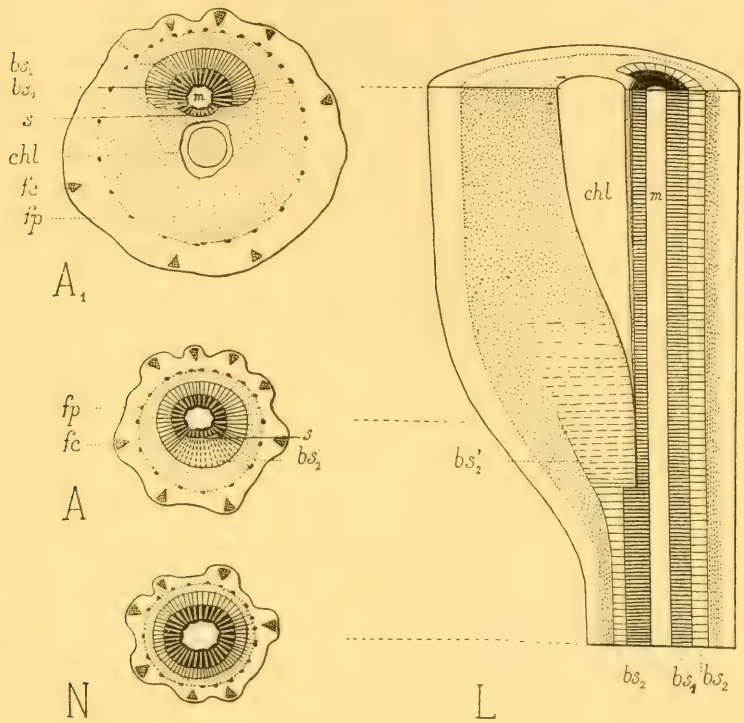


Fig. 172 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale de Cytise blanc (gr. 15).

Fig. 173 (A). — Coupe transversale schématique de la cécidie caulinaire pratiquée vers l'extrémité inférieure de la cavité larvaire *chl* (gr. 15).

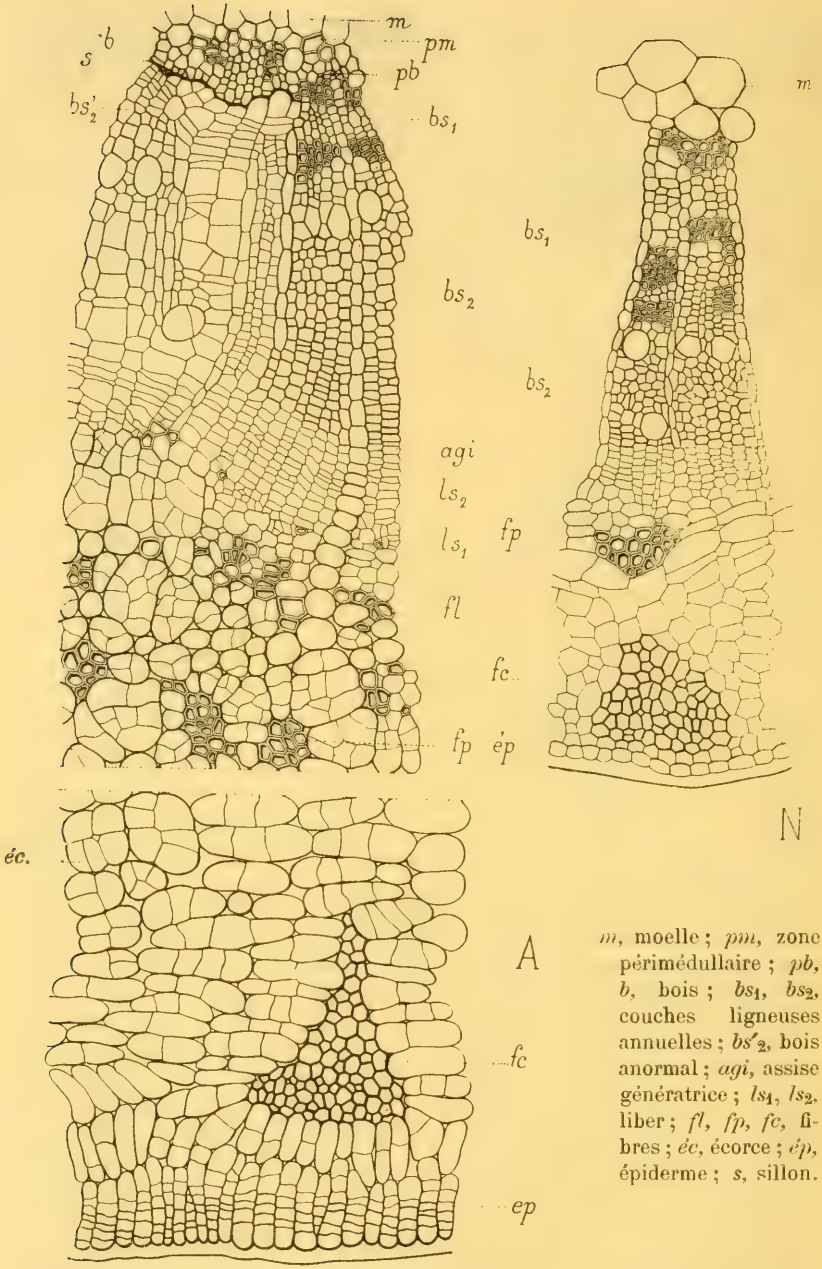
Fig. 174 (A_1). — Coupe transversale schématique de la cécidie caulinaire pratiquée au milieu de la chambre larvaire.

Fig. 175 (L). — Coupe longitudinale schématique de la même cécidie (gr. 15).

bs_1, *bs_2*, *bs'_2*, couches annuelles de bois ; *fp*, fibres péricycliques ; *fc*, fibres corticales ; *m*, moelle ; *s*, sillon.

larvaire, elles se modifient : la couche ligneuse de première année *bs_1* est incomplète et interrompue nettement par une fente semi-circulaire *s* ; la couche ligneuse de seconde année *bs_2* ne dépasse pas les deux extrémités de cette fente.

Pour se rendre compte ce qui s'est passé, il faut faire des coupes successives depuis ce niveau médian jusqu'à la base de la galle, là où la tige n'est plus modifiée. En A (fig. 173), un peu après la



m, moelle ; *pm*, zone périmédullaire ; *pb*, *b*, bois ; bs_1, bs_2, couches ligneuses annuelles ; bs'_2, bois anormal ; *agi*, assise génératrice ; ls_1, ls_2, liber ; *fl*, *fp*, *fc*, fibres ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme ; *s*, sillon.

FIG. 176 (N). — Partie de la coupe transversale de la tige normale de Cytise, représentée par la figure 172 (gr. 150).

FIG. 177 (A). — Portion correspondante de la coupe de la cécidie (gr. 150).

disparition de la cavité larvaire, la tige a presque repris sa taille normale. L'anneau vasculaire a retrouvé son contour circulaire, mais la fente *s*, qui limitait vers l'extérieur une partie du bois secondaire de première année, subsiste encore et elle est en rapport avec des éléments lignifiés bs'_2 remplaçant le quadrant disparu. Le tissu qui compose cette région bs'_2 est assez différent du bois normal de deuxième année bs_2 situé de chaque côté. Il est, en effet, formé de grandes cellules irrégulières (bs'_2, en A, fig. 177), allongées tangentiellement, alignées en longues files radiales et à cloisons minces. Vers la fente *s*, les cellules de ce tissu anormal ne sont pas du tout en continuité avec celles du bois de printemps de première année *b* ; elles épousent simplement la forme de la cavité dans laquelle elles sont fortement pressées et constituent un tissu de remplissage. Les cellules de la partie externe de ce quadrant modifié sont en relation avec l'assise génératrice *agi* qui produisait, au moment de la cueillette de la galle, le bois d'été de deuxième année bs_2.

Cette curieuse structure nous conduit à penser que, vers le milieu de la première année de végétation du jeune rameau, la larve étant au contact de l'assise génératrice interne en arrête le fonctionnement sur une petite surface verticale adossée au bois, à peu près aussi haute que large et dont la largeur nous est représentée sensiblement par la fente *s*. La tige continue ensuite à s'accroître en longueur et en épaisseur. Son accroissement en épaisseur se fait par l'assise génératrice interne, dont les trois quarts environ fonctionnent normalement, produisant le bois d'automne de première année, puis le bois de printemps de seconde année. Autour de la larve, les deux extrémités de l'assise génératrice fonctionnent très activement et produisent un abondant tissu secondaire : les éléments de ce tissu resté cellulosique sont très riches en protoplasme et en noyaux volumineux, comme la plupart des tissus en active voie de division. La multiplication cellulaire gagne aussi les tissus libériens, les éléments péricycliques et se propage jusqu'à l'épiderme.

L'accroissement en longueur de la tige augmente beaucoup la dimension verticale de la région où l'assise génératrice a cessé de fonctionner sous l'influence de la larve, région qui conserve sensiblement la même largeur comme nous l'avons vu. Plusieurs mois après, cette région affecte une longueur voisine de deux centi-

mètres puisqu'elle est un peu plus longue que la cavité larvaire. Le tissu secondaire, en contact avec elle à son extrémité supérieure, comme à son extrémité inférieure, est le bois irrégulier et lignifié bs'_2 qui a été décrit plus haut.

Pendant ce temps, la larve a grandi et elle s'est peu à peu rapprochée du centre de la tige. Entre elle et le tissu ligneux de l'anneau vasculaire, un peu de parenchyme non lignifié forme la paroi de la cavité larvaire.

La figure 175 (L) représente schématiquement la partie inférieure de la section longitudinale de la galle pratiquée suivant le plan de symétrie. La cavité larvaire *chl* est entourée, dans la partie la plus large, par le tissu gallaire qui dérive du fonctionnement de l'assise génératrice interne et, à sa partie inférieure, se termine par le sillon séparant le bois secondaire de première année bs_1 du bois secondaire anormal de seconde année bs'_2 (tissu de remplissage).

Les modifications anatomiques présentées par les tissus hyperplasiés sont très accentuées ; je n'y insisterai pas, car il suffit pour s'en rendre compte de comparer les figures 176 (N) et 177 (A). La première figure représente une portion de tige normale depuis la moelle jusqu'à l'épiderme. La figure 177 montre la région correspondante prise au niveau A de la figure 173 : on y voit la fente *s* du bois de première année, le tissu de remplissage de seconde année bs'_2, l'assise génératrice interne *agi*, l'hypertrophie de la région péricyclique *fp*, le cloisonnement dans deux directions perpendiculaires des cellules de l'écorce *éc*, enfin le cloisonnement très actif des cellules épidermiques *ép* et sous-épidermiques, en face de l'amas fibreux cortical *fc*.

L'épiderme anormal a des cellules plus irrégulières que les cellules normales et se cloisonne activement.

Deuxième exemple. — Souvent la galle présente un aspect un peu différent de celui que nous venons de voir : la section transversale pratiquée au-dessous de la cavité larvaire (en A_2, fig. 179) comprend comme précédemment un massif ligneux *flb* composé de bois de première année bs_1 et de bois de deuxième année bs_2, occupant environ trois quadrants ; le quadrant qui manque se retrouve à l'opposé de la section, en *flb'*, dans le plan de symétrie, et il possède

aussi deux zones de bois secondaire bs_1, bs_2 appartenant à deux années successives.

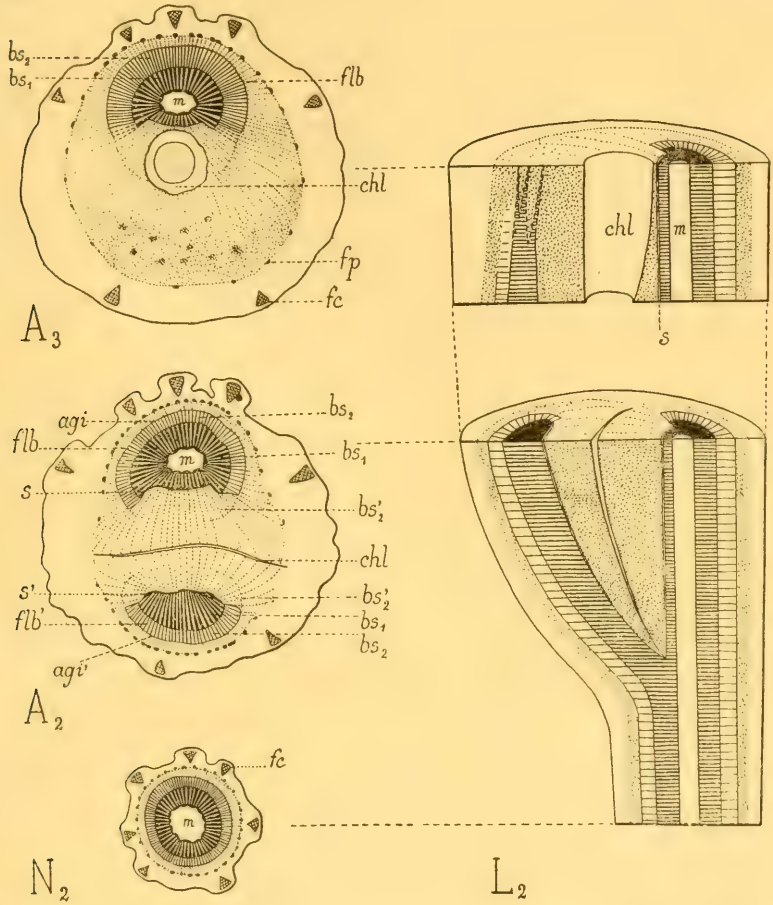


Fig. 178 (N_2). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale de Cytise blanc (gr. 15).

Fig. 179 (A_2). — Coupe transversale schématique de la cécidie caulinaire pratiquée vers l'extrémité inférieure de la cavité larvaire *chl* (gr. 15).

Fig. 180 (A_3). — Coupe transversale schématique de la cécidie caulinaire pratiquée au milieu de la chambre larvaire (gr. 15).

Fig. 181 (L_2). — Coupe longitudinale schématique de la même cécidie (gr. 15).

Mêmes lettres que précédemment ; *s*, *s'*, sillons ; *flb*, *flb'*, anneau vasculaire dissocié ; *agi*, *agi'*, assises génératrices.

Les deux massifs ligneux *flb*, *flb'* sont séparés par un tissu non

lignifié, composé de nombreuses petites cellules. Ce tissu est en relation de continuité très nette avec le bois de seconde année bs_2 au bord des deux massifs ligneux ; ses éléments viennent buter contre le bois de première année bs_1 et en épouser le contour tout en ménageant deux longs sillons *s*, *s'*, identiques à celui que nous avons vu plus haut entre le bois de première année et le tissu de remplissage de seconde année. La différence principale qui se manifeste ici c'est que le tissu nouveau n'est pas lignifié.

Au niveau de la cavité larvaire (en A_3, fig. 180), on retrouve encore le gros massif ligneux primitif *flb*, mais le plus petit a presque complètement disparu. Les éléments de ce dernier ont été écartés les uns des autres et disséminés au milieu du tissu gallaire ; on les reconnaît à leurs parois lignifiées.

Il est facile de comprendre comment cette curieuse modification s'est produite. La jeune larve a interrompu, au milieu de la première année, le fonctionnement de l'assise génératrice suivant une petite surface verticale et, dès lors, aux environs de la cavité larvaire, tout se passe comme dans le premier cas examiné. Mais, dans la région de raccord entre la tige normale et la galle, l'assise génératrice n'a pas cessé de fonctionner, comme cela avait lieu dans l'exemple précédent; elle a été écartée latéralement et a continué à produire une épaisse couche de bois de première année, puis une couche de bois de deuxième année ; c'est l'ensemble de ces deux couches qui constitue le quadrant rejeté latéralement. Et comme, au fur et à mesure, la tige s'accroissait en longueur et la larve grossissait, il en est résulté un écartement de plus en plus grand des massifs ligneux pendant la fin de la première année et le commencement de la seconde.

Au niveau A_2 (fig. 179), c'est-à-dire dans la région de raccord, l'intervalle compris entre les deux massifs ligneux se comble, à mesure qu'il se produit, par le fonctionnement très actif des deux assises génératrices *agi*, *agi'* en dehors des faisceaux vasculaires : les éléments secondaires bs'_2 qui prennent naissance s'appliquent en longues files de 15 à 20 cellules chacune contre les vaisseaux de bois primaire bs_1, mais sans se souder à eux, séparés qu'ils en sont par les deux sillons *s* et *s'*.

Ces mêmes tissus secondaires bs'_2 marchent à la rencontre l'un de l'autre vers le centre, et se juxtaposent suivant un diamètre horizontal *chl*, qui représente l'extrémité de la chambre larvaire.

La figure 182 (A_2) donne le détail de ce qui se passe à l'extrémité droite du gros amas vasculaire primitif ; l'assise génératrice *agi* a contourné le bois de première année bs_1 et produit le tissu gallaire bs'_2 dont on voit les longues files cellulaires.

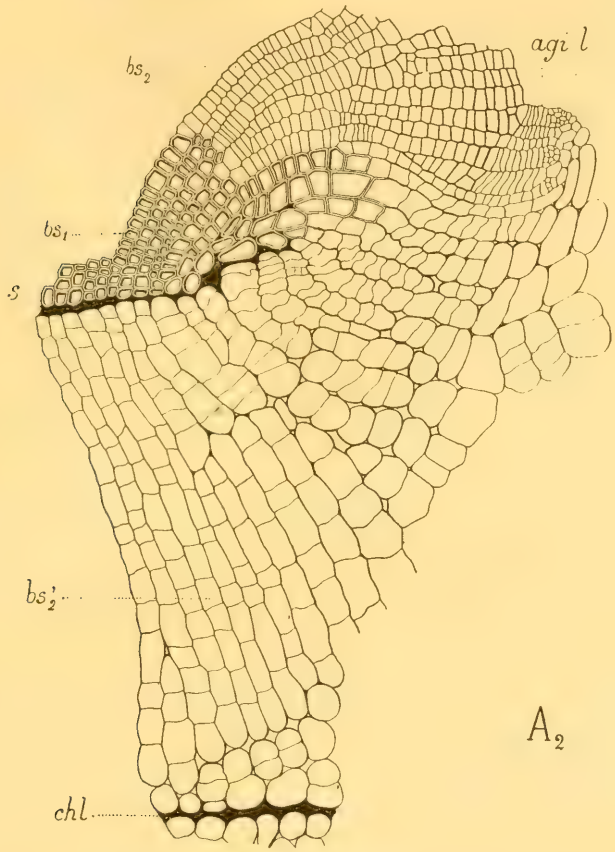


Fig. 182 (A_2). — Partie de la coupe transversale de la cécidie caulinaire du Cytise, représentée par la figure 179, montrant comment le tissu secondaire anormal bs'_2 comble l'intervalle *s* compris entre la cavité larvaire *chl* et le bois secondaire normal bs_1 (gr. 150).

Enfin, j'ai schématisé comme précédemment, en L_2 (fig. 181), la section longitudinale de la galle dans la région de raccord.

Troisième exemple. — La division de l'anneau vasculaire de la tige en masses ligneuses peut être plus complet que dans le cas

qui précède et produire trois et même quatre amas ligneux plongés dans le tissu gallaire. Chacun d'eux comprend un arc de bois secondaire de première année entouré par le bois de seconde année. Toutes les assises génératrices partielles prennent part à la déformation et produisent, en dehors des amas ligneux, des tissus secondaires qui marchent à la rencontre les uns des autres, sans toutefois se confondre.

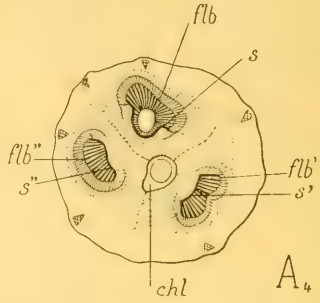


Fig. 183 (A4). — Coupe transversale schématique d'une cécidie caulinaire de Cytise, dans laquelle l'anneau vasculaire est dissocié en trois amas *flb*, *flb'*, *flb''* ; *s*, *s'*, *s''*, sillons ; *chl*, chambre larvaire (gr. 15).

L'exemple représenté par la figure 183 (A_4) comprend trois masses ligneuses *flb*, *flb'*, *flb''* : on y voit nettement en outre les lacunes de séparation des tissus gallaires et les sillons *s*, *s'*, *s''*.

En résumé, sous l'influence de l'*Agromyza Kiefferi*, la tige du *Cytisus albus* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène excite en un point le fonctionnement de l'assise génératrice interne et détermine la production d'une saillie latérale ayant un plan de symétrie ;*

2° *Une partie du bois de première année est détruite ou refoulée vers l'extérieur ;*

3° *L'hyperplasie porte aussi sur les éléments péricycliques et corticaux.*

Sarothamnus scoparius Koch.

Cécidie produite par l'*Agromyza pulicaria* Meigen.

La cécidie produite par cet autre Diptère est toute semblable comme aspect à celle que nous venons d'étudier, mais ses dimensions sont un peu plus grandes, car elle peut atteindre 30 et même 40 mm. de longueur sur 6 à 8 mm. de diamètre (E, fig. 184) ; les parois en sont épaisses et la cavité larvaire est très allongée (L, fig. 185).

La galle est située latéralement au rameau sur lequel elle se développe ; elle est plane entre les deux ailes de la tige qui ne sont pas déformées (*fc*, en A, fig. 187) et ailleurs presque régulièrement arrondie : les autres ailes, telles que *fc'*, ne font pas saillie. Une couche subéreuse *lgt* entoure la région hypertrophiée.

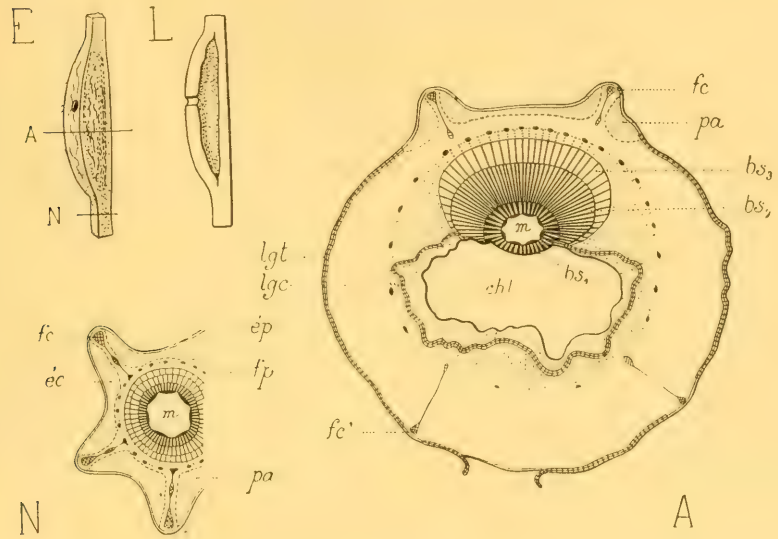


Fig. 184 (E). — Aspect de la cécidie caulinaire de la tige de Sarothamne (gr. 1).
Fig. 185 (L). — Coupe longitudinale de la cécidie (gr. 1).
Fig. 186 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).
Fig. 187 (A). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie (gr. 15).

bs$_1$, *bs*$_2$, *bs*$_3$, couches annuelles de bois ; *fp*, *fc*, *fc'*, fibres ; *pa*, tissu palissadique ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme ; *lgt*, liège de la tige ; *lgc*, liège cicatriciel ; *chl*, chambre larvaire.

Comme dans la cécidie précédente, il y a un plan de symétrie très net, déterminé par le centre de la cavité larvaire et par la génétrice médiane de la portion non altérée de la tige.

L'anneau vasculaire se comporte comme dans le premier exemple de la galle du *Cytisus albus* : le bois de première année *bs*$_1$ a disparu en partie et ce qui reste est en contact direct avec la cavité larvaire *chl* ; le bois de seconde année *bs*$_2$ ne s'est pas développé du côté du parasite.

Il est bon de remarquer ici la grande part que prend l'écorce dans la production de la galle. Sur une coupe normale (en N, fig. 186), l'écorce *éc* contient cinq bandes de tissu palissadique *pa* séparées par les petits amas de fibres péricycliques *fp* et de fibres corticales *fc* qui renforcent les ailes. Dans la cécidie, seules les deux ailes non déformées *fc* (en A, fig. 187) conservent autour d'elles quelques lambeaux de tissu chlorophyllien *pa*. Le tissu cortical est abondamment cloisonné partout ailleurs et les fibres des ailes déformées de la tige sont éloignées les unes des autres.

Quand l'adulte a quitté la cécidie, celle-ci présente une cavité larvaire grande et irrégulière, qui se cicatrise bientôt par une couche assez épaisse de liège cicatriciel *lgc*. A ce moment, au-dessus et au-dessous de la cavité larvaire, le rétablissement des couches annuelles commence à se faire, ce qui ne se produit qu'un peu plus tard dans la partie médiane de la galle.

En résumé, sous l'influence de l'*Agromyza pulicaria*, la tige du *Sarothamnus scoparius* subit des modifications comparables à celles que présente la tige du *Cytisus albus*; les régions péricyclique et corticale s'hyperplasient un peu plus que dans l'exemple précédent.

Quercus pedunculata Ehrh.

Cécidie produite par l'*Andricus Sieboldi* Hartig.

Évolution de la galle.

Les cécidies que ce Cynipide produit à la base de la tige des jeunes Chênes de deux à cinq ans sont parmi les plus belles et les plus curieuses que l'on connaisse.

Elles apparaissent en mai, au travers de l'écorce éclatée, isolées ou réunies, sous la forme de petits cônes obtus, teintés de rouge (en A_2, fig. 188). A la fin de la deuxième année, elles forment sur la tige des saillies de 7 ou 8 mm. (en A_3); à ce moment l'enveloppe charnue extérieure se dessèche et tombe, mettant alors à nu une cécidie interne, conique, très dure, haute de 5 ou 6 mm., ayant 4 ou 5 mm. de diamètre et qui présente des stries longitudinales allant de la base au sommet (en A_4). C'est seulement au mois de mars suivant

(troisième année) que l'adulte sort de la galle par un petit trou rond latéral pour aller pondre ses œufs dans un bourgeon et produire ainsi sur les pétioles et les nervures des feuilles une nouvelle galle d'où sortira cette fois la forme sexuée appelée *Andricus testaceipes* Hartig.

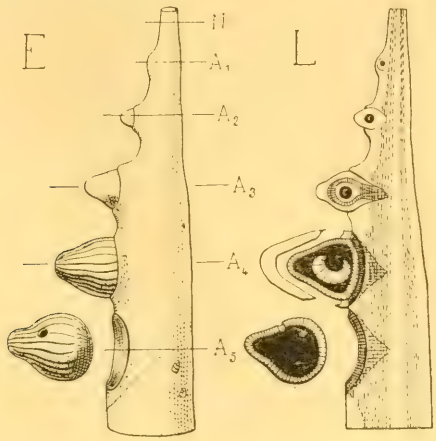


Fig. 188 (E). — Figure schématique indiquant l'aspect extérieur de la cécidie de la tige de Chêne, depuis son apparition jusqu'à sa chute (gr. 1).

Fig. 189 (L). — Coupes longitudinales de la tige et des cécidies dessinées à divers âges (gr. 1).

Anatomie de la galle jeune.

Ce cycle évolutif étant rappelé, étudions l'anatomie de la galle en pratiquant une section transversale d'un rameau là où une petite bosselette nous révèle sous l'écorce une jeune cécidie en voie de développement (A_1, en E, fig. 188). La tige a 5 mm. de diamètre et est âgée de trois ans ; elle possède une moelle légèrement sclérifiée, entourée par un épais anneau vasculaire dont les couches annuelles sont plus épaisses d'un côté ; les fibres péricycliques et corticales sont également plus développées au fur et à mesure qu'on se rapproche de cette région hypertrophiée. C'est là, en effet, que se trouve, au niveau de l'assise génératrice, un tissu très serré, nettement délimité par une lacune circulaire *s* (en A_1, fig. 191) des fibres péricycliques *fp* et de l'écorce *éc* ; au centre de cette petite masse, qui a 1 mm. de diamètre, existe une grande cavité larvaire *chl* dont le diamètre est d'un demi-millimètre. Les cellules du tissu gallaire sont disposées, autour de la cavité, en files

rayonnantes extrêmement longues à la base de la galle et en relation avec l'assise génératrice interne *agi* de la tige.

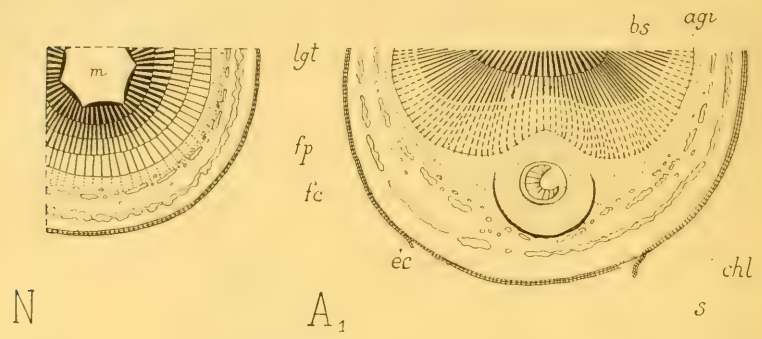


Fig. 190 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale de Chêne (gr. 15).

Fig. 191 (A_1). — Schéma de la coupe transversale passant par le milieu d'une cécidie très jeune (gr. 15).

bs, bois secondaire ; *agi*, assise génératrice interne ; *fp*, *fc*, fibres ; *éc*, écorce ; *m*, moelle ; *lgt*, liège de la tige ; *s*, sillon ; *chl*, chambre larvaire.

La forme qu'affecte à ce moment la petite cécidie est donc sensiblement celle d'une demi-sphère appuyée par sa base à la base d'un cône dont la pointe est tournée vers le centre de la tige. L'œuf, déposé par le Cynipide dans une petite cavité pratiquée aux environs de l'assise génératrice, a été entouré par les tissus secondaires qui ne se sont pas fusionnés avec les couches corticales voisines, puisque le sillon *s* apparaît toujours très nettement.

La cécidie de l'*Andricus Sieboldi* constitue une déformation latérale de tige et possède un *plan de symétrie* comme toutes les galles qui ont été précédemment étudiées. Ce plan est déterminé par le centre de la cavité larvaire et par la génératrice médiane de la région non déformée ; il passe aussi par l'axe de la tige. Mais, contenu dans ce plan de symétrie, la galle possède en outre un *axe de symétrie* déterminé par le centre de la cavité larvaire et par le sommet de la partie conique.

Il est facile de vérifier que la cécidie possède un axe de symétrie en faisant des coupes longitudinales tangentielles, c'est-à-dire parallèles à la surface de la tige, en un point où une petite bosselette se fait remarquer : la section de la galle se montre parfaitement circu-

laire et le tissu secondaire gallaire y est encore disposé en files radiales autour de la cavité larvaire. Les figures 192 et 195, qui représentent des cécidies un peu plus âgées que celle de la figure 191, montrent d'une façon bien nette que les sections de la galle pratiquées perpendiculairement à son axe de symétrie sont circulaires.

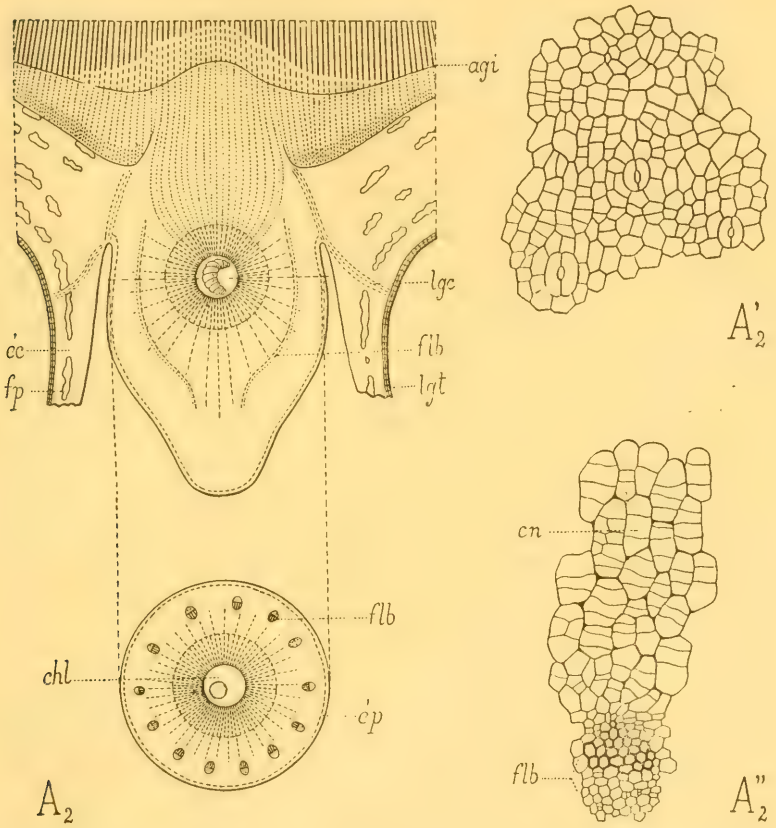


Fig. 192 (A_2). — Schéma de la coupe transversale et de la coupe tangentielle d'une cécidie caulinaire de Chêne, un peu plus âgée que celle de la figure 191 et qui a fendu l'écorce (gr. 15).

Fig. 193 (A'_2). — Épiderme de la cécidie (gr. 150).

Fig. 194 (A''_2). — Partie de la coupe tangentielle A_2 (gr. 150).

agi, assise génératrice interne de la tige ; *fp*, fibres ; *éc*, écorce ; *lgt*, liège de la tige ; *lgc*, liège cicatriciel ; *flb*, faisceau libéro-ligneux de la cécidie ; *ép*, épiderme de la cécidie ; *cn*, couche nourricière ; *chl*, chambre larvaire.

La galle se développe très rapidement, ses parois deviennent plus épaisses, mais la chambre larvaire garde un diamètre à peu près constant. A ce moment la pression sur les tissus corticaux est assez forte pour les rompre et la cécidie apparaît au dehors (A_2, enE et L, fig. 188 et 189) ; sa surface se teinte en rose.

L'étude de la paroi de la galle est intéressante. La surface externe est recouverte par un véritable épiderme à stomates plongés au milieu de nombreuses petites cellules polyédriques irrégulièrement allongées (A'_2, fig. 193) ; les parois de ces cellules sont épaisses et munies de nombreuses ponctuations.

Au-dessous, la paroi de la galle contient de petits faisceaux libéro-ligneux *flb* (en A_2, fig. 192), au nombre de 13 à 15, composés chacun de 30 à 50 courts vaisseaux spiralés qui se lignifient de bonne heure. Enfin, près de la cavité larvaire (en A''_2, fig. 194), les cellules sont allongées vers cette cavité et munies de deux à cinq cloisons transversales ; elles contiennent un épais protoplasme, de gros noyaux et constituent pour la larve une véritable couche nourricière *cn*.

L'origine interne de cette galle, la présence dans sa structure d'un épiderme à stomates et d'un cercle de faisceaux libéro-ligneux, permettent de la comparer aux petites branches adventives qui sortent des troncs des arbres à la suite de blessures ou de piqûres. L'excitation cécidogène aurait ici pour résultat la production d'une petite tige adventive dont la taille resterait courte et ne dépasserait pas 5 ou 6 mm. de longueur par suite de la présence du parasite.

Anatomie de la galle âgée.

A la fin de l'année, la galle fait fortement saillie au dehors (en A_3, fig. 188) et est colorée en rouge groseille ; elle est large à la base de 4 mm. environ et terminée en pointe obtuse. Sa section (A_3, fig. 189) montre une grande cavité larvaire de 3 mm. de diamètre, entourée d'une épaisse couche scléreuse. Cette couche débute au point d'insertion de la galle, en *cp'* (A_3, fig. 195), et là ses cellules allongées, ligneuses, à parois ponctuées peu épaisses (en *cp'*, A''_3, fig. 197) sont disposées en longues files faisant suite aux files cellulaires du tissu nourricier *cn'*.

Il en est de même dans la partie terminale obtuse de la galle, en *cp* (A_3, fig. 195), où la couche scléreuse est également très développée et très épaisse. Le tissu nourricier *cn* (A'_3, fig. 196), qui

entoure la cavité larvaire dans cette région, comprend une épaisseur de 6 à 8 grosses cellules isodiamétriques, à épais protoplasme et

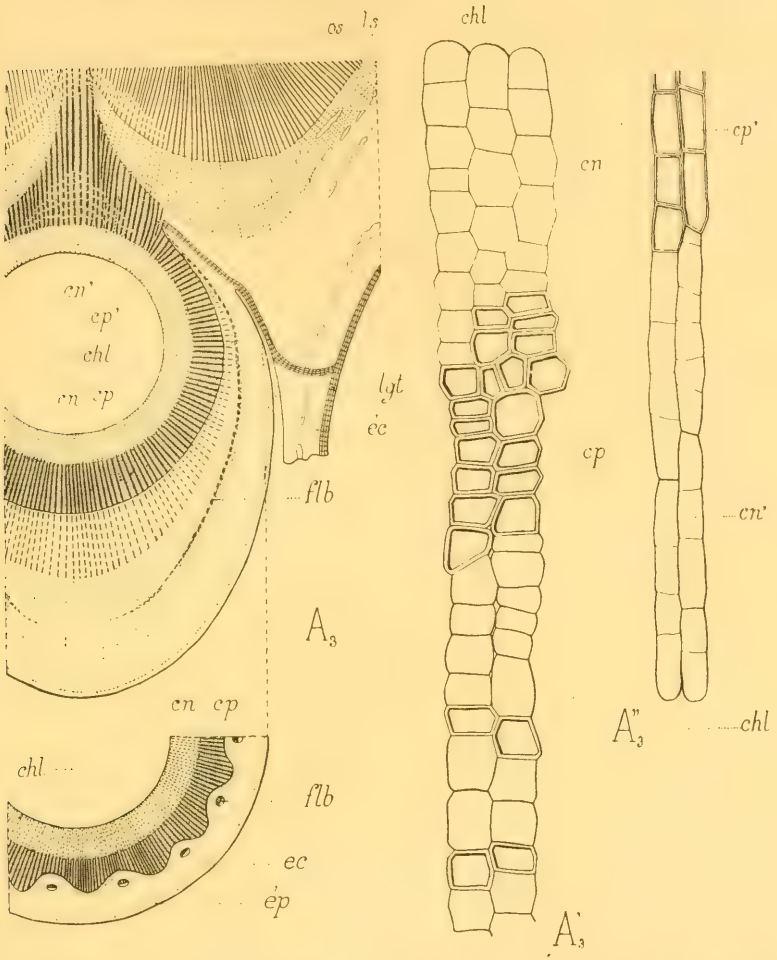


Fig. 195 (A3). — Schéma de la coupe transversale et de la coupe tangentielle d'une cécidie caulinaire de chêne, âgée et fortement sclérifiée (gr. 15).

Fig. 196 (A′3). — Détail des couches nourricière *cn* et protectrice *cp*, situées vers la pointe de la cécidie (gr. 150).

Fig. 197 (A″3). — Détail des mêmes couches *cn′*, *cp′*, situées à la base de la cécidie (gr. 150).

bs, *ls*, anneau vasculaire de la tige ; *lgt*, liège de la tige ; *flb*, faisceau libéro-ligneux de la cécidie ; *ép*, épiderme de la cécidie ; *chl*, chambre larvaire.

à noyaux hypertrophiés : les cellules bordant la cavité larvaire

chl sont fortement convexes et y font saillie; au contraire, les cellules les plus externes du tissu nourricier sont aplaties et en relation directe avec les files cellulaires du tissu protecteur *cp*. Les cellules de cette dernière couche ont des parois épaisses, lignifiées et finement ponctuées ;elles alternent vers l'extérieur avec quelques éléments restés cellulosiques.

L'extrémité obtuse de la galle est donc constituée par de longues files cellulaires dont les éléments sont différenciés en une couche nutritive et en une couche protectrice ; ces files témoignent du fonctionnement actif d'une assise génératrice située entre les deux couches.

Les relations de position qui existent entre la couche scléreuse et les petits faisceaux libéro-ligneux de la galle sont faciles à mettre en évidence par une coupe transversale semblable à celle qui a été représenté à la partie inférieure de la figure 195 (A_3). On y voit la couche protectrice *cp* présenter une série de sillons concaves dans chacun desquels se loge un faisceau libéro-ligneux *flb*. Quand la galle se dessèche, ce qui a lieu à la fin de la deuxième année, les faisceaux et le tissu cortical situé plus en dehors se détachent de la galle et tombent : la paroi externe gallaire se montre striée longitudinalement et présente l'aspect dessiné en A_4 (E, fig. 188).

Chute de la galle ; rétablissement de la structure normale de la tige.

Enfin, l'année suivante, l'habitant de la galle éclôt et quitte sa demeure par un petit trou rond de la paroi latérale. La galle vide reste fixée à son support pendant plusieurs années, car elle est insérée par une large base, et c'est seulement lorsque la tige a atteint sept ou huit ans que la cécidie tombe en laissant une cicatrice circulaire, un peu concave, de 6 ou 7 mm. de diamètre (A_5, fig. 188 189).

Une coupe transversale, pratiquée sur une tige de sept ans (A_5, fig. 198), un peu avant la chute de la galle, montre que cette chute sera provoquée par l'apparition, sous la couche scléreuse gallaire *cp*, d'une couche de liège cicatriciel *lgc*, en relation avec celui de la tige *lgt*. A l'abri de cette couche subéreuse, l'anneau vasculaire a travaillé, depuis plusieurs années déjà, à réparer le trouble que la présence de la galle avait apporté dans la structure de la tige.

Dans toute cette région, à droite et à gauche du plan de symétrie, les couches annuelles de bois sont complètement altérées pendant les deuxième, troisième et quatrième années (bs_2, bs_3, bs_4) ; leur épaisseur est très variable. Si on suit ces couches vers le plan de symétrie, en allant ainsi de la région normale à la région anormale, on voit d'abord les gros vaisseaux de printemps disparaître, puis les rangées radiales de cellules ligneuses devenir sinueuses ; enfin, on arrive à un tissu de remplissage composé d'éléments secondaires ligneux complètement déformés.

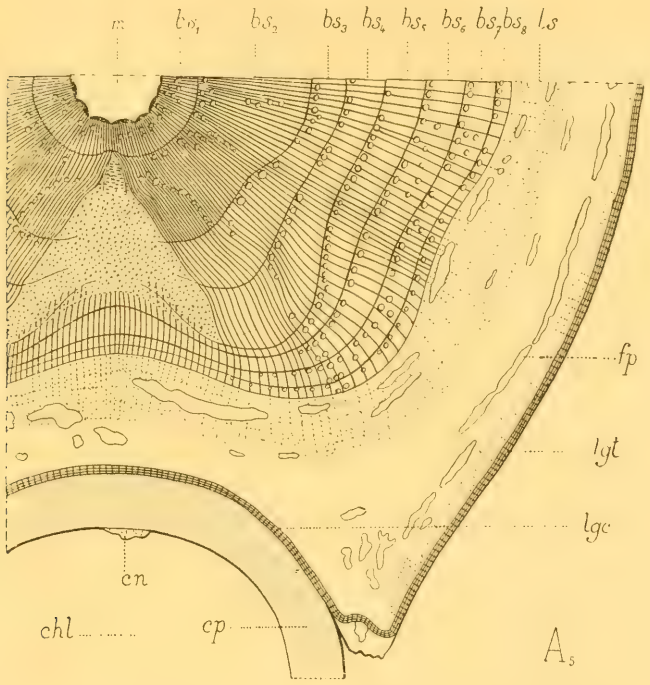


Fig. 198 (A_5). — Schéma de la coupe transversale de la tige de Chêne et de la cécidie très âgée ; les couches annuelles ligneuses les plus récentes bs_6, bs_7, bs_8 ont repris une certaine régularité et une forte assise cicatricielle *lgc* isole complètement la tige de la cécidie (gr. 15).

fp, fibres ; *lgt*, liège de la tige ; *cn*, *cp*, couches nourricière et protectrice ; *chl*, ancienne chambre larvaire.

L'assise génératrice commence à fonctionner plus régulièrement à la fin de la cinquième année, dans l'échantillon que j'ai dessiné, et donne une couche de bois secondaire bs_5, peu épaisse, mais assez

homogène, contenant des cellules ligneuses et des vaisseaux ligneux à section normale ; cette assise fonctionne jusqu'au plan de symétrie et isole complètement la galle des tissus altérés et du tissu de remplissage.

L'assise génératrice travaille d'une façon plus normale à partir de ce moment et fait peu à peu disparaître la concavité très accentuée qu'elle a présentée jusqu'alors en face de la galle. Enfin, pendant les années qui suivront, l'écorce elle-même régularisera son contour et rien n'indiquera plus, à l'extérieur, qu'une galle s'est formée là plusieurs années auparavant.

En résumé, sous l'influence de l'*Andricus Sieboldi*, la tige du *Quercus pedunculata* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène excite en un point le fonctionnement de l'assise génératrice interne et détermine la production d'une saillie latérale hémisphérique ayant un plan de symétrie ;*

2° *La galle possède encore un axe de symétrie, un cercle de faisceaux libéro-ligneux et un épiderme à stomates : ces caractères sont ceux d'une petite tige adventive arrêtée dans son développement ;*

3° *Une couche nourricière et une couche protectrice se forment autour de la cavité larvaire ;*

4° *La galle fait saillie hors de l'écorce et s'isole de la tige par une couche de liège ;*

5° *La structure normale de la tige ne se rétablit qu'après la chute de la galle.*

Résumé du Chapitre III, relatif aux cécidies caulinaires latérales produites par un parasite situé dans les formations secondaires libéro-ligneuses.

Après l'étude détaillée que nous venons de faire des onze cécidies précédentes, nous pouvons chercher les caractères communs qu'elles présentent et les ressemblances qu'elles peuvent avoir entre elles.

Caractères communs. — Ce sont les suivants :

1° Le parasite est situé dans l'assise génératrice libero-ligneuse ;

2° L'action cécidogène qu'il engendre excite le fonctionnement de cette assise en un point de l'anneau vasculaire de l'année qui est complètement déformé ; le tissu qui se produit en plus grande abondance et dans lequel la cavité larvaire s'établit en général est du bois secondaire non lignifié ;

3° Les tissus gallaires sont refoulés par la portion non déformée de la tige et produisent une saillie latérale ayant un plan de symétrie. Ce plan est déterminé par le centre de la cavité larvaire et la génératrice opposée de la tige ; il passe également par l'axe du rameau ;

4° L'action cécidogène s'étend aussi, dans une certaine mesure, à l'écorce dont l'hypertrophie accentue la déformation.

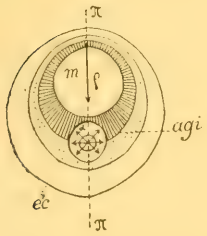


Fig. 199. — Schéma indiquant les relations qui existent entre la tige et le parasite, quand celui-ci est situé dans les formations secondaires libéro-ligneuses *agi* ; *éc*, écorce ; *m*, moelle ; α, action cécidogène ; ρ, réaction végétale ; π, plan de symétrie.

La figure 199 schématise le mode de production des galles appartenant au troisième chapitre.

Ressemblances. — En général, l'action parasitaire ne dépasse pas, vers le centre, la zone périmédullaire qui est en dépendance étroite avec les pôles ligneux ; la moelle n'est donc pas altérée, le plus souvent.

Dans les cécidies du *Tilia silvestris*, du *Salix capræa* et du *Populus Tremula*, l'action cécidogène de la larve s'étend à la moelle dont les cellules sont d'abord hypertrophiées, puis plus tard fortement lignifiées. Il y a donc, pour ces cécidies, à ajouter l'hypertrophie centripète du tissu médullaire à l'hypertrophie centrifuge commune à toutes les galles de ce chapitre.

La galle du *Sarothamnus scoparius* (produite par la larve de *Contarinia*) et celle du *Quercus coccifera* ont leur anneau vasculaire complètement brisé en un point, mais l'hypertrophie centrifuge est beaucoup plus accusée que celle de la moelle dont les éléments ne se lignifient pas.

L'action du parasite dans ces cinq galles se fait sentir dès le printemps, alors que la tige toute jeune ne possède pas encore un anneau vasculaire résistant ; les différents faisceaux libéro-ligneux sont écartés par l'hypertrophie des rayons médullaires et l'action parasitaire peut gagner la moelle.

Dans toutes les autres galles étudiées, l'hypertrophie s'effectue seulement dans une direction centrifuge par suite de la présence d'un anneau libéro-ligneux capable de résister lorsque le parasite commence à faire sentir son action. C'est ce que les figures d'ensemble 148 et 160 pour le *Rubus fruticosus* et le *Brassica oleracea* montrent déjà. Cependant leur anneau vasculaire n'offre pas une résistance complète : il est quelquefois brisé par places (c'est le cas pour le *Rubus*) et l'hyperplasie gagne encore la zone périmédullaire.

La cécidie du *Glechoma hederacea* possède un gros faisceau vasculaire qui n'est détruit qu'en partie ; l'hyperplasie des tissus se fait alors toute en direction centrifuge, et elle se traduit par la production d'un tissu gallaire de taille énorme par rapport aux dimensions normales de la tige : c'est ainsi que le rayon de la galle devient cinq fois supérieur à celui de l'axe. Cette grande hyperplasie entraîne la production de petits faisceaux d'irrigation.

Enfin, les galles du *Quercus pedunculata*, du *Cytisus albus* et du *Sarothamnus scoparius* (cette dernière produite par une larve d'Agromyzide) ont pour caractère commun de présenter un anneau libéro-ligneux complètement lignifié, et par suite indéformable, au moment où l'action larvaire commence à se faire sentir. Dans ces conditions, l'hyperplasie ne peut être que centrifuge. De plus, dans la première de ces cécidies (celle produite par l'*Andricus Sieboldi*), le tissu gallaire dérive tout entier du fonctionnement de l'assise génératrice et est complètement distinct de l'écorce qu'il refoule ; dans les deux autres, au contraire, l'écorce prend part à la déformation et confond ses tissus hyperplasiés avec ceux qui dérivent de l'assise génératrice.

Le tableau suivant résume ces ressemblances :

		Rapport du rayon de la galle au rayon de la tige.
Cécidies provenant du fonctionnement de l'assise génératrice interne ; l'anneau vasculaire de l'année est déformé en un point.	La moelle prend part à la déformation ; hypertrophies centripète et centrifuge simultanément :	
	Tilia silvestris (Contarinia tiliarum).....	3
	Populus Tremula (Harmandia petioli)	2
	Salix capræa (Rhabdophaga salicis).....	2
	Sarothamnus scoparius (Contarinia scoparii).	4
	Quercus coccifera (Plagiotrochus fusifex)....	5
	La moelle ne participe pas à la déformation ; hypertrophie centrifuge :	
	Rubus fruticosus (Lasioptera rubi).....	2,5
	Brassica oleracea (Ceuthorrh. pleurostigma)..	3
	Glechoma hederacea (Aulax Latreillei).....	5
	La moelle et les couches ligneuses des années précédentes ne participent pas à la déformation ; hypertrophie centrifuge :	
	Cytisus albus (Agromyza Kiefferi).....	2,5
	Sarothamnus scoparius (Agromyza pulicaria).	3
	Quercus pedunculata (Andricus Sieboldi)....	2

Notons enfin, pour terminer, que les cécidies produites par les larves du *Contarinia tiliarum*, de l'*Harmandia petioli* et de l'*Andricus Sieboldi* ont un axe de symétrie perpendiculaire à celui de la tige et contenu dans le plan de symétrie qu'elles possèdent également.

CHAPITRE IV.

CÉCIDIES CAULINAIRES PRODUITES PAR UN PARASITE SITUÉ DANS LA MOELLE.

Depuis longtemps, FRIEDRICH THOMAS, le célèbre cécidologue d'Ohrdruf, a désigné sous le nom de Myélocécidies [87] les déformations des tiges dans lesquelles le parasite est situé à l'intérieur de la moelle. La position topographique de l'animal étant sensiblement axiale il en résulte que l'action cécidogène se fait sentir dans toutes les directions avec la même intensité : les tissus de la tige s'hypertrophient uniformément et produisent un renflement fusiforme régulier ayant un axe de symétrie.

Les cécidies appartenant à ce chapitre sont fort nombreuses, parce que les larves qui les produisent sont bien abritées et qu'elles peuvent se déplacer facilement dans un tissu où elles trouvent une nourriture abondante. La plupart des Lépidoptérocécidies appartiennent à ce groupe.

Toutes ces cécidies ont suscité de nombreux mémoires de systématique pure. Leur anatomie est moins avancée ; aussi n'a-t-on à signaler sur ce sujet que quelques études peu détaillées. M. W. BEIJERINCK [82], dans son beau travail sur les premières phases du développement des galles de Cynipides, a indiqué comment se forme la cavité larvaire dans la cécidie de l'*Aulax hieracii* (page 45-58, Pl. I, fig. 1-11). La galle d'un autre *Aulax* déformant les inflorescences du *Picridium vulgare* a été étudiée par O. KRUCH [91]. Enfin, de courts renseignements anatomiques existent encore dans les mémoires de HIERONYMUS [90, nos 621, 739, 794, 798, 799, etc.], de GAIN [94], de l'abbé PIERRE [97], de SKRZIPIETZ [00], de HOUARD [01, p. 40-42, fig. 28-31, Lépidoptérocécidie de *Fagonia*], de VAYSSIÈRE et GERBER [02, p. 30-36, Pl. II, fig. 14-16].

Sisymbrium (Arabis) Thalianum GAY.

Cécidie produite par le *Ceuthorrhynchus atomus* BOH.

Dès le mois d'avril on trouve communément dans l'inflorescence de cette Crucifère, sur l'axe principal ou sur les rameaux latéraux,

des renflements fusiformes allongés (E, fig. 200), le plus souvent courbés en arc. Ils déforment la tige sur une longueur de 15 à 20 mm., mais ne dépassent guère 4 mm. d'épaisseur. Une cavité larvaire allongée occupe la moelle (L, fig. 201).

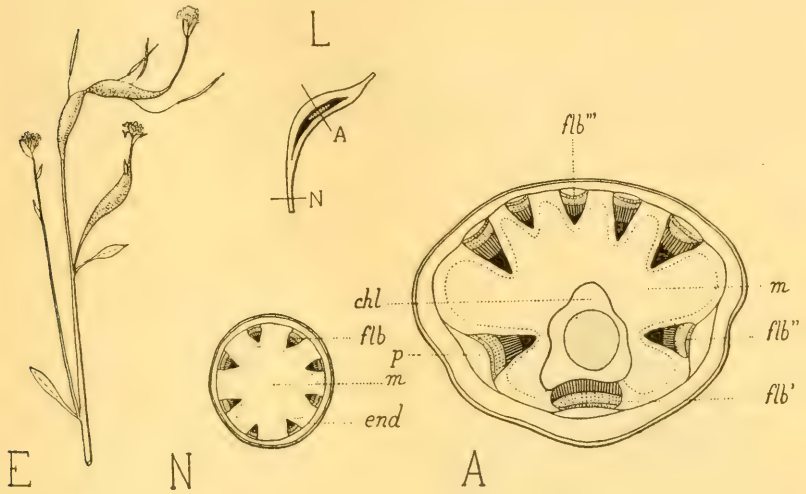


Fig. 200 (E). — Aspect de la cécidie de la tige de *Sisymbrium Thalianum* (gr. 1).
Fig. 201 (L). — Coupe longitudinale de la cécidie (gr. 1).
Fig. 202 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).
Fig. 203 (A). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie (gr. 15).
flb, *flb'*, etc., faisceaux libéro-ligneux ; *p*, péricycle ; *m*, moelle ; *end*, endoderme ; *chl*, chambre larvaire.

Structure de la tige normale. — La section transversale de la tige pratiquée au-dessous de la galle possède 1,2 mm. de diamètre (N, fig. 202) ; elle comporte un épiderme *ép* (en N, fig. 204) à cuticule épaisse, une écorce lacuneuse *éc* dont les cellules contiennent de gros chloroleucites peu nombreux et dont l'endoderme *end* est formé de cellules allongées tangentiellement. Le cylindre central contient huit petits faisceaux libéro-ligneux *flb* reliés entre eux par de nombreuses fibres à parois épaisses ; les formations secondaires sont peu développées. Les cellules du péricycle *p* sont grandes et à contours sinueux.

Structure de la tige anormale. — La section transversale de la cécidie n'est pas circulaire (A, fig. 203), mais un peu aplatie ; ses

dimensions sont 2,4 mm. sur 3 mm. La cavité larvaire *chl* est située un peu de côté dans la moelle *m*. Il en résulte que l'action cécidogène du parasite s'est surtout fait sentir sur les faisceaux libéro-ligneux les plus rapprochés, tels que *flb'*, *flb''*, qui se sont fortement hypertrophiés, et aussi sur une bonne partie de l'écorce située au voisinage de la cavité larvaire. Au contraire, la région opposée, en *flb'''*, est peu modifiée : les cellules épidermiques, l'écorce, les faisceaux libéro-ligneux et la moelle y conservent la taille normale. Cette région joue le rôle de point fixe dans le développement de la galle.

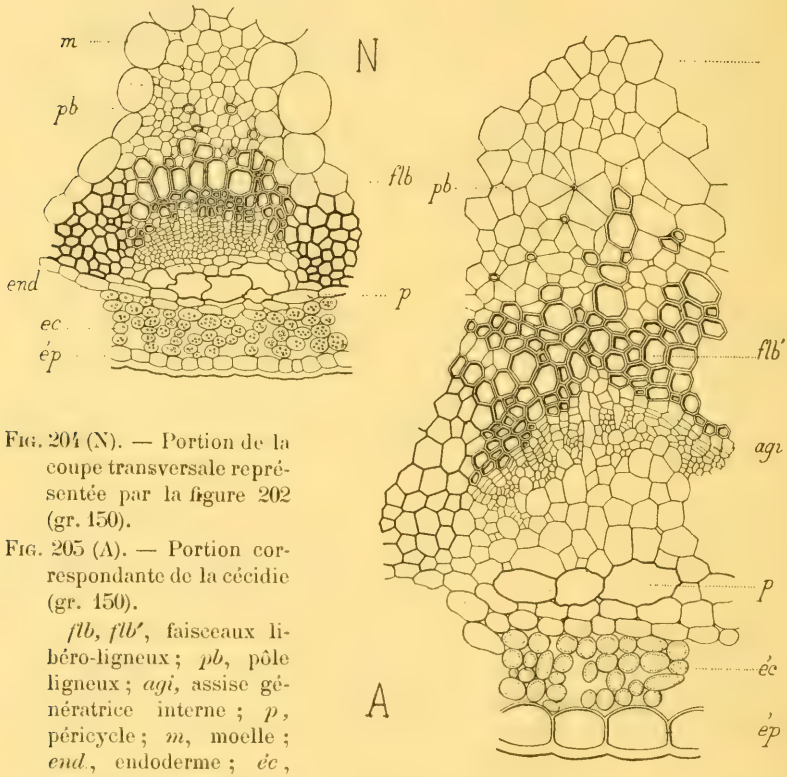


Fig. 204 (N). — Portion de la coupe transversale représentée par la figure 202 (gr. 150).

Fig. 205 (A). — Portion correspondante de la cécidie (gr. 150).

flb, flb', faisceaux libéro-ligneux ; *pb*, pôle ligneux ; *agi*, assise génératrice interne ; *p*, péricycle ; *m*, moelle ; *end*, endoderme ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme.

De cette disposition, qui rappelle beaucoup celle que nous avions rencontrée dans l'étude des cécidies appartenant aux trois premiers chapitres, il résulte que la galle du *Sisymbrium Thalianum*

présente un plan de symétrie. Ce plan est déterminé par le centre de la cavité larvaire et par la génératrice médiane de la portion non déformée de la tige.

La position excentrique de la larve et l'hypertrophie considérable qu'elle entraîne pour une partie de la tige permet de comprendre la courbure des rameaux et des cécidies que nous avons signalée et figurée plus haut.

La présence de la galle produit dans la structure de la tige des modifications anatomiques qui n'ont rien de bien remarquable. C'est dans les régions latérales, à droite et à gauche de la cavité larvaire, au voisinage du faisceau libéro-ligneux *flb''*, qu'on les observe le mieux.

Les cellules épidermiques *ép* (en A, fig. 205) sont beaucoup plus larges que les cellules normales (50 μ au lieu de 12 μ), mais elles sont de moitié plus courtes, et plus irrégulières (comparer les figures 206 et 207) ; leurs stomates sont le plus souvent développés d'une façon incomplète.

L'écorce *éc* (fig. 205) est devenue beaucoup plus épaisse (170 μ au lieu de 50 μ) et possède des cellules souvent étirées tangentiellement, contenant de très nombreux, mais très petits chloroleucites. Les cellules péricycliques *p* sont encore grandes et sinueuses.

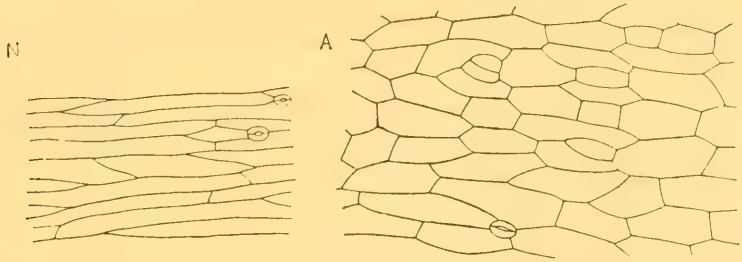


Fig. 206 (N). — Épiderme de la tige normale de *Sisymbrium Thalianum* (gr. 150).
Fig. 207 (A). — Épiderme de la cécidie de la même plante (gr. 150).

Quant aux faisceaux libéro-ligneux, leur taille devient énorme : ils sont plus larges et plus allongés que les faisceaux normaux ; leur assise génératrice *agi* a activement fonctionné et les vaisseaux du bois primaire sont écartés les uns des autres par l'hypertrophie du parenchyme. De plus, les fibres qui réunissent

les faisceaux entre eux sont de beaucoup plus nombreuses et plus grandes, mais leurs parois lignifiées restent minces.

Le gros faisceau libéro-ligneux *flb'* (fig. 203), situé dans le plan de symétrie et très rapproché de la cavité larvaire, est le plus modifié ; sa région interne est en général dévorée par la larve.

Les parties supérieure et inférieure de la cavité larvaire, dans lesquelles la larve ne se trouve plus par suite de l'allongement de la tige, sont comblées par les cellules du bord de la cavité, qui se sont transformées en gros poils contournés, atteignant parfois 250 μ.

En résumé, sous l'influence du *Ceuthorrhynchus atomus*, la tige du *Sisymbrium Thalianum* subit les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se faisant sentir plus particulièrement sur une région de la tige, à cause de la position latérale de la larve, y détermine un renflement ayant un plan de symétrie ;*

2° *La tige se courbe en arc dans ce plan ;*

3° *La moelle est considérablement hypertrophiée ainsi que les faisceaux libéro-ligneux et l'écorce voisins de la cavité larvaire.*

Potentilla reptans L.

Cécidie produite par le *Xestophanes potentillæ* Villers.

Pendant l'été on rencontre en abondance sur les stolons et sur les pétioles de la Potentille rampante les chapelets de renflements que provoquent les larves de ce Cynipide.

1° Galle de la tige rampante.

En juillet, ces renflements sont verts et petits (A_1, en E_1, fig. 208). Plus tard, en octobre ou en novembre, ils atteignent parfois 12 à 15 mm. de diamètre et 20 à 30 mm. de long (A_3) ; leur surface est alors crevassée longitudinalement. Une section transversale pratiquée au travers montre plusieurs petites logettes, à paroi dure, renfermant chacune une grosse larve blanchâtre qui y passera l'hiver et s'y métamorphosera au printemps suivant.

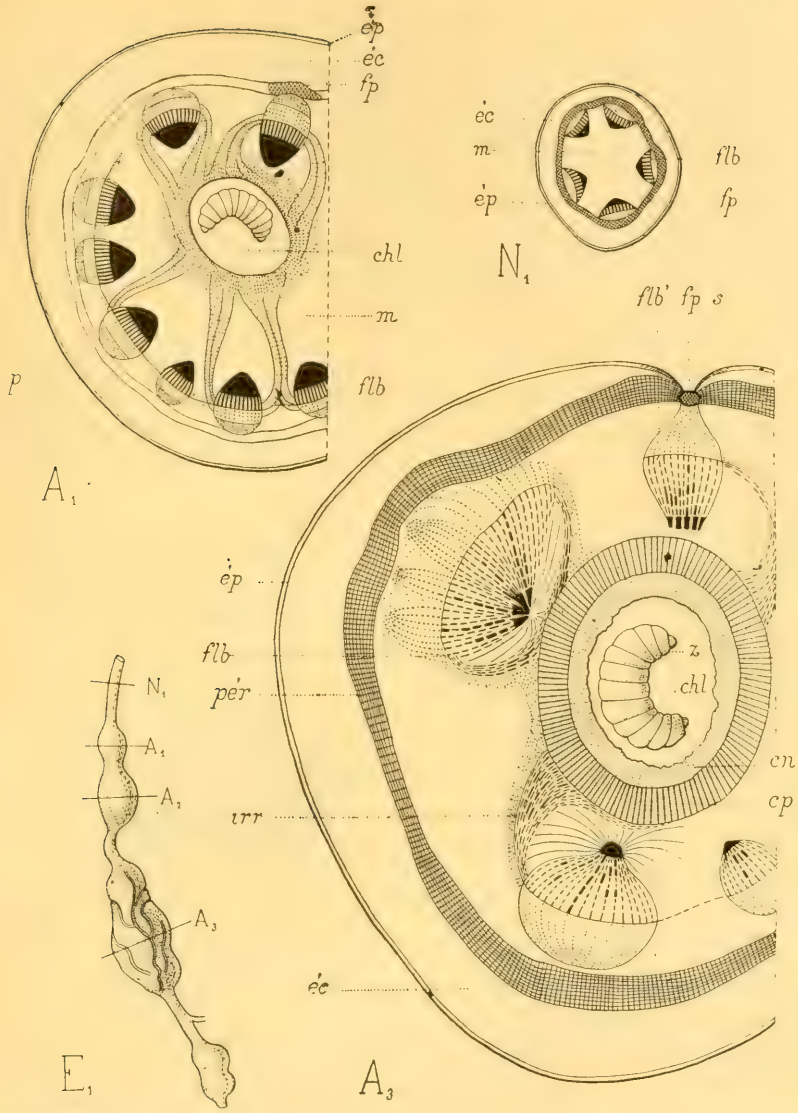


Fig. 208 (E_1). — Figure schématique donnant l'aspect extérieur de plusieurs cécidies de la tige de *Potentilla reptans*, à des âges variés (gr. 1).

Fig. 209 (N_1). — Coupe transversale schématique de la tige normale (gr. 15).

Fig. 210 (A_1). — Coupe transversale schématique d'une cécidie jeune (gr. 15).

Fig. 211 (A_3). — Coupe transversale schématique d'une cécidie âgée (gr. 15).

flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *fp*, fibres péricycliques ; *m*, moelle ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme ; *pér*, périderme ; *cn*, couche nourricière ; *cp*, couche protectrice ; *irr*, faisceau d'irrigation ; *s*, craquelure ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, larve.

Structure de la tige normale.

La section est circulaire (N_1, fig. 209) et son diamètre atteint 1,2 mm. ; en dedans d'un fort anneau de fibres péricycliques *fp*, son cylindre central contient cinq faisceaux libéro-ligneux *flb* dont les formations secondaires sont peu développées (N_1, fig. 212). Les cellules de la moelle *m* sont arrondies et ont 80 μ de diamètre environ. Enfin, l'écorce *éc* est composée d'un endoderme *end* très net et de cinq ou six assises de petites cellules arrondies.

Structure d'une galle jeune.

Etudions d'abord la structure d'une galle jeune, uniloculaire, dont la section presque circulaire a 3,4 mm. de diamètre (A_1, fig. 210). A peu près au centre de la moelle *m* se trouve une grande cavité larvaire *chl*, irrégulière, entourée par de nombreuses cellules cloisonnées dont le contenu est abondant et granuleux. Les faisceaux libéro-ligneux *flb*, autour du cylindre central, sont plus nombreux que dans la tige normale et de taille deux ou trois fois supérieure. L'écorce *éc* est également beaucoup plus épaisse.

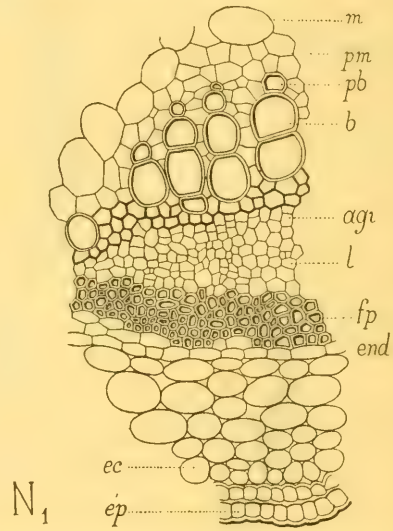


Fig. 212 (N_1). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 209 : *m*, moelle ; *pm*, zone périmédullaire ; *pb*, *b*, bois ; *l*, liber ; *agi*, assise génératrice interne ; *fp*, fibres péricycliques ; *end*, endoderme ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme (gr. 150).

Voyons maintenant comment l'action du parasite a pu amener de telles modifications dans la structure de la tige.

Sous l'influence de la petite larve de *Xestophanes* située dans la moelle, les cellules de ce tissu se cloisonnent d'abord dans deux directions perpendiculaires (M_1, fig. 213) ; leur taille augmente ensuite rapidement en même temps que leur contour devient poly-

gonal, avec côtés sinueux, et que leurs méats disparaissent (M_2, fig. 214). Puis les cellules dérivant de ces premiers cloisonnements perpendiculaires se divisent à leur tour, dans tous les sens, par des cloisons secondaires très minces, et produisent parfois jusqu'à 30 et 40 petites cellules polygonales, très serrées les unes contre les autres (M_3, fig. 215). Ces petits amas de cellules *c* sont toujours entourés par la paroi primitive *c'* de la cellule-mère qui s'est fortement épaissie tout en restant cellulosique. A ce moment la cellule-mère atteint un diamètre de 180 à 200 μ. Toutes les petites cellules *c* possèdent un protoplasme abondant, riche en matières grasses, et contiennent un gros noyau nucléolé de 10 μ de diamètre ; elles constituent autour de la chambre larvaire un riche tissu nutritif qui sert de nourriture au parasite.

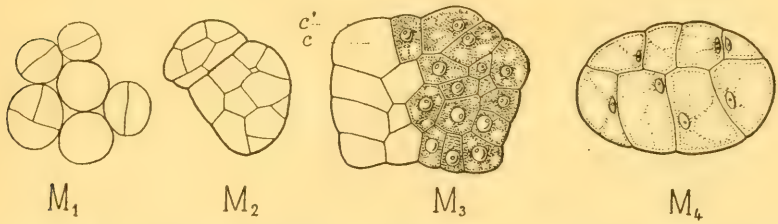


Fig. 213 (M_1). — Cellules médullaires de la tige de *Potentilla reptans* commençant à se cloisonner (gr. 150).

Fig. 214 (M_2). — Deux cellules dans lesquelles le cloisonnement est un peu plus accentué (gr. 150).

Fig. 215 (M_3). — Cellule médullaire *c'* très rapprochée du parasite et ayant donné naissance à 22 cellules filles *c* (gr. 150).

Fig. 216 (M_4). — Aspect d'une cellule médullaire périphérique (gr. 150).

Les cellules périphériques de la moelle subissent moins fortement l'action cécidogène que les cellules centrales ; aussi sont-elles beaucoup moins cloisonnées (M_4, fig. 216) et donnent-elles naissance à 7 ou 8 petites cellules seulement dont le protoplasme est peu abondant et dont les noyaux, s'hypertrophiant peu, restent allongés.

Ce fait que le contour des cellules primitives de la moelle est plus épais que les cloisons secondaires nouvellement apparues et reste longtemps distinct dans les tissus environnant la cavité larvaire, provient, sans doute, de la différenciation déjà très accentuée du tissu médullaire au moment où l'action parasitaire a commencé à se faire sentir. Du reste, on rencontre très souvent dans les zoocécidies cette hyperplasie spéciale des cellules, et je l'ai déjà signalée plus

haut à propos des galles de l'*Eriophyes pini* (page 192) et de l'*Agromyza Kiefferi* (page 254, fig. 177).

Cette active multiplication du tissu médullaire, accompagnée d'une grande accumulation de protoplasme et de matières nutritives dans les cellules, entraîne forcément :

1° Une modification spéciale des faisceaux libéro-ligneux en vue de nourrir le tissu hyperplasié ;

2° Une hypertrophie et une dissociation de ces faisceaux.

L'hyperplasie de la moelle se propage, en effet, dans les rayons médullaires *rm* (en A_1, fig. 217) dont les cellules s'accroissent en diamètre, puis se cloisonnent. Il en résulte que les faisceaux libéro-ligneux *flb*, *flb'* sont écartés les uns des autres et que les assises génératrices internes *agi*, *agi'* ne fonctionnent plus que très peu entre les faisceaux, ou même pas du tout si ceux-ci sont suffisamment éloignés, et s'incurvent vers la partie axiale de la coupe. Toutes les cellules du parenchyme et de la zone périmédullaire *pm*, qui entourent la portion ligneuse *b*, *pb* des faisceaux, s'allongent énormément, deviennent quatre ou cinq fois plus grandes que dans la tige normale et prennent un grand nombre de cloisons parallèles ; dans toutes ces cellules, la

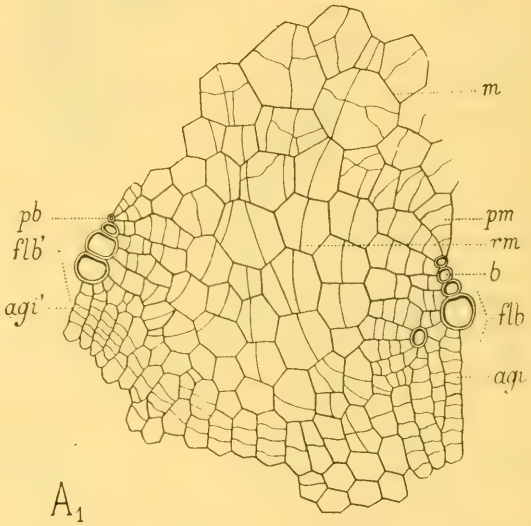


Fig. 217 (A_1). — Partie de la coupe transversale d'une galle très jeune de la tige de *Potentilla reptans* : les assisses génératrices internes *agi*, *agi'* cessent de fonctionner entre les faisceaux *flb*, *flb'* et s'établissent dans le rayon médullaire *rm* ; *m*, moelle ; *pm*, zone périmédullaire ; *pb*, *b*, bois. (gr. 150)

membrane primitive reste beaucoup plus épaisse que les cloisons secondaires et la disposition étoilée autour des pôles ligneux *pb* se trouve accentuée.

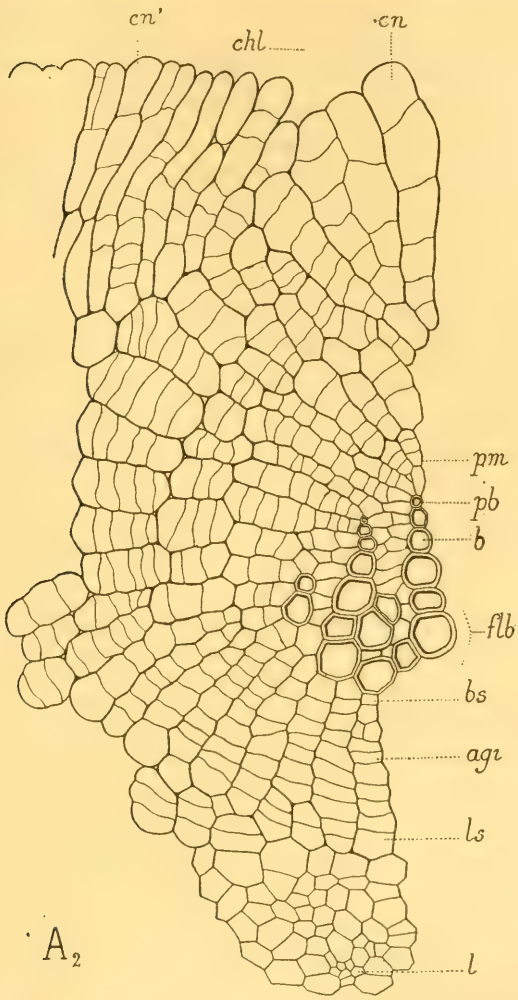


Fig. 218 (A_2). — Portion de la coupe transversale d'une cécidie encore jeune de la tige de *Potentilla reptans* : l'assise génératrice *agi* a cloisonné toutes les cellules médullaires bordant la cavité larvaire *chl* et produit une abondante couche nourricière *cn*, *cn'* ; *pm*, zone périmédullaire ; *pb*, *b*, *bs*, bois ; *l*, *ls*, liber ; *flb*, faisceau vasculaire (gr. 150).

A un état un peu plus avancé, représenté en A_2 (fig. 218), l'assise génératrice *agi* a produit dans le faisceau de nombreux éléments secondaires : bois secondaire non lignifié *bs* et liber secondaire *ls* ; les cellules périmédullaires *pm* se sont fortement allongées tout en restant très distinctes les unes des autres et elles ont pris quelques cloisons de plus. Enfin, cette assise génératrice s'est établie dans les cellules médullaires déjà cloisonnées qui séparent le faisceau libéro-ligneux de la cavité larvaire *chl* : elle a entouré le faisceau et marché à la rencontre de l'autre moitié de l'assise génératrice du

même faisceau. Toutes les cellules médullaires, excitées par le fonctionnement de ces assises, s'allongent alors considérablement (jusqu'à 220 μ) dans une direction rayonnante par rapport au pôle ligneux du faisceau et se cloisonnent perpendiculairement un très grand nombre de fois. Les cellules les plus longues sont celles qui se trouvent dans le plan médian du faisceau, en *cn* ; celles qui sont situées en *cn'*, dans la zone influencée par l'assise génératrice du faisceau voisin, sont aussi très longues, mais bien plus étroites, comprimées les unes contre les autres et courbées vers l'assise génératrice. Toutes ces petites cellules, qui dérivent du fonctionnement actif des assises génératrices des faisceaux libéro-ligneux autour de la cavité larvaire, contiennent un épais protoplasme, ainsi que de gros noyaux et de nombreuses matières grasses ; dès le début de la formation de la galle, elles constituent pour la jeune larve une couche alimentaire, un tissu nourricier très abondant.

Le schéma S_1 (fig. 222) représente, dans une galle jeune, la formation de cette couche nourricière *cn* aux dépens des diverticules émanés des assises génératrices internes des faisceaux voisins.

Une telle hypertrophie de la partie centrale de la tige a aussi un grand retentissement sur les faisceaux libéro-ligneux et sur l'écorce.

Nous avons vu plus haut l'allongement considérable éprouvé par les cellules de la zone périmédullaire *pm* (en A_2, fig. 218). Les vaisseaux du bois primaire *b*, déjà différenciés au moment où l'action parasitaire commence à se faire sentir, conservent leur diamètre, et leurs files sont écartées les unes des autres par l'hypertrophie du parenchyme.

A l'extérieur du faisceau, les cellules péricycliques ne constituent plus, comme dans la tige normale, une zone fibreuse continue, mais forment un amas d'une cinquantaine de fibres, souvent même non lignifiées. En dehors de ces fibres, le périderme commence à se développer, alors qu'il n'a pas encore apparu dans la tige saine, et il comporte environ six couches de cellules ; il n'en possède que deux ou trois quand les fibres sont lignifiées.

On peut donc admettre que ces amas fibreux lignifiés, différenciés de bonne heure, constituent des points résistants, insensibles à l'action cécidogène et l'empêchant même de se manifester plus loin. Et, en effet, en face d'eux, les cellules de l'écorce ne sont pas

munies de cloisons radiales et sont fort peu allongées tangentiellement.

L'épiderme cloisonne activement ses cellules dont la largeur augmente peu (A, fig. 220) ; elles deviennent isodiamétriques (45 μ) et sinueuses, au lieu d'êtres longues de 100 μ et rectilignes comme dans la tige normale (N, fig. 219).

L'amidon est surtout localisé entre les faisceaux libéro-ligneux et dans la région interne de l'écorce.

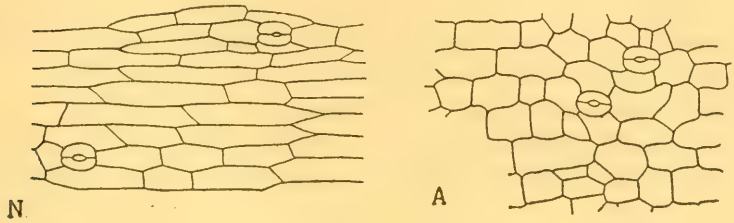


Fig. 219 (N). — Épiderme de la tige normale de *Potentilla reptans* (gr. 150).
Fig. 220 (A). — Épiderme de la cécidie de la même plante (gr. 150).

En somme, l'action cécidogène développée par la petite larve se manifeste, à partir du centre de la moelle, avec une intensité sensiblement égale dans toutes les directions et produit un renflement régulier dont l'axe de symétrie coïncide avec celui de la tige.

Le rapide cloisonnement des cellules médullaires détermine un appel de matériaux nutritifs et entraîne le fonctionnement actif des assises génératrices internes des faisceaux vers la cavité larvaire.

La présence de la larve empêche le plus souvent la lignification des fibres péricycliques, retarde celle des éléments du bois secondaire et provoque l'apparition hâtive du périderme.

Les nombreux cloisonnements que subissent l'écorce et l'épiderme leur permettent de suivre l'hyperplasie des tissus plus internes.

Structure d'une galle âgée. — Vers la fin de l'année, en octobre, les renflements de la tige rampante atteignent facilement 10 à 12 mm. de diamètre transversal et une longueur de 30 à 40 mm. (A_3, en E_1, fig. 208) ; leur surface est de teinte marron et présente de grandes craquelures irrégulières. Ces grosses cécidies sont

toujours pluriloculaires et proviennent de la fusion de nombreuses petites galles.

La figure 211 (A_3) représente une section pratiquée dans la région terminale d'une grosse galle, là où il n'y a qu'une seule loge. La cavité larvaire *chl* y est grande ; elle est entourée par le tissu nutritif *cn* (en A_3, fig. 221) que nous avons vu naître dans la galle jeune. Les cellules internes de ce tissu sont maintenant isolées les unes des autres et possèdent un diamètre beaucoup plus grand (60 μ) ; leur noyau hypertrophié *n* atteint presque 20 μ et leur protoplasme abondant contient encore beaucoup de gouttelettes huileuses *h*. Les plus externes de ces cellules nourricières sont toujours alignées en files radiales et en relation directe avec celles d'une forte couche protectrice *cp*.

Les cellules scléreuses de cette dernière zone ont environ 40 μ de diamètre et des parois épaisses, ponctuées ; elles sont disposées un peu irrégulièrement, mais proviennent en réalité du fonctionnement de l'assise génératrice située entre la cavité larvaire et le faisceau libéro-ligneux ; les cellules externes produites par cette assise ont perdu leur disposition radiale ; elles se sont isolées les unes des autres et leur abondant protoplasme a servi à épaissir leurs parois qui se sont lignifiées. C'est à l'abri de cette couche scléreuse que la larve se métamorphose.

Les cellules scléreuses se relient du reste directement à la partie ligneuse des petits faisceaux d'irrigation formés par les assises génératrices entre les gros faisceaux caulinaires et la cavité larvaire. De longs vaisseaux striés ont pris naissance à la base d'un petit faisceau d'irrigation et sont en contact avec les vaisseaux secondaires du gros faisceau ; puis, au fur et à mesure qu'on se rapproche de la couche scléreuse en *agi''*, ces vaisseaux lignifiés deviennent de plus en plus courts ; en *v''* ils ont encore 60 μ de longueur et leurs ponctuations sont toujours allongées, mais moins serrées ; en *v'*, dans la région de transition, beaucoup d'entre eux possèdent une moitié réticulée, l'autre moitié étant ponctuée ; enfin, en *v*, au contact de la couche protectrice *cp*, tous les vaisseaux sont largement ponctués et munis de parois encore assez minces.

Le schéma S_2 (fig. 223) montre comment le petit faisceau d'irrigation *irr* est relié au gros faisceau libéro-ligneux caulinaire d'une part et, d'autre part, aux couches protectrice et nourricière.

Comme le représente le dessin A_3 (fig. 221), le faisceau libéro-

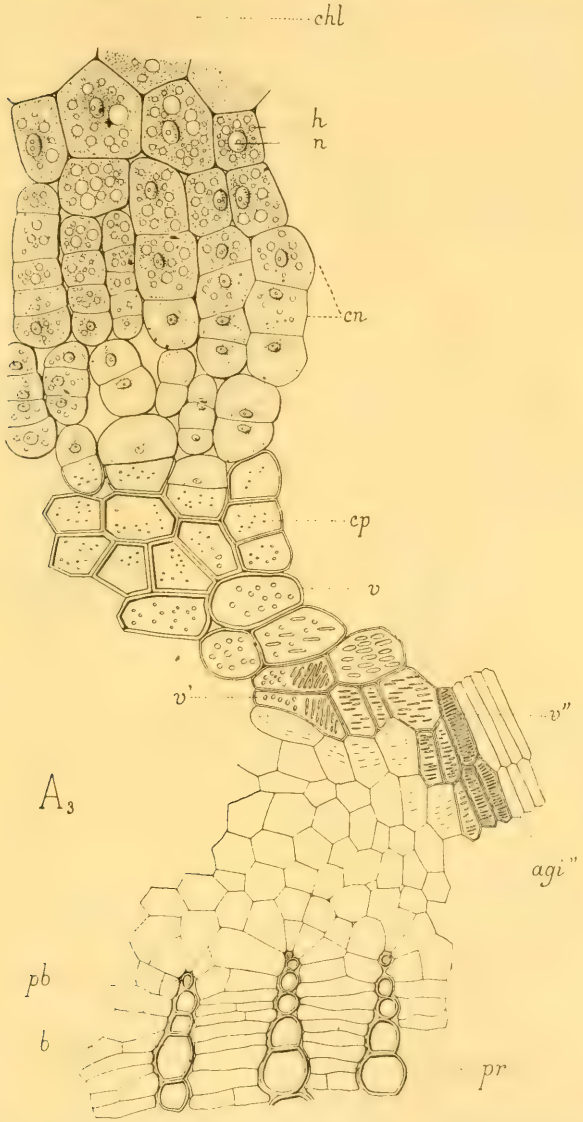


FIG. 221 (A_3). — Portion de la coupe transversale d'une cécidie âgée de la tige de *Potentilla reptans*, indiquant les relations qui existent entre la partie ligneuse du faisceau d'irrigation *agi''* et la couche protectrice *cp ; v, v'',* vaisseaux ponctués et striés ; *v',* vaisseau intermédiaire — *cn,* couche nourricière ; *h,* gouttelette huileuse ; *n,* noyau — *pb, b,* bois ; *pr,* parenchyme ; *chl,* chambre larvaire.

ligneux de la tige a acquis une taille considérable dans la cécidie âgée : l'hypertrophie du parenchyme *pr* a écarté les files de vaisseaux primaires *b* les unes des autres ; autour des pôles ligneux *pb*, les cellules se sont allongées et sont devenues rayonnantes. De plus, l'assise génératrice interne a fonctionné très activement dans le faisceau et produit un abondant bois secondaire ne possédant que quelques vaisseaux lignifiés, disposés sans ordre, souvent isolés, en relation latéralement avec la partie ligneuse des petits faisceaux d'irrigation ; le liber secondaire est peu développé.

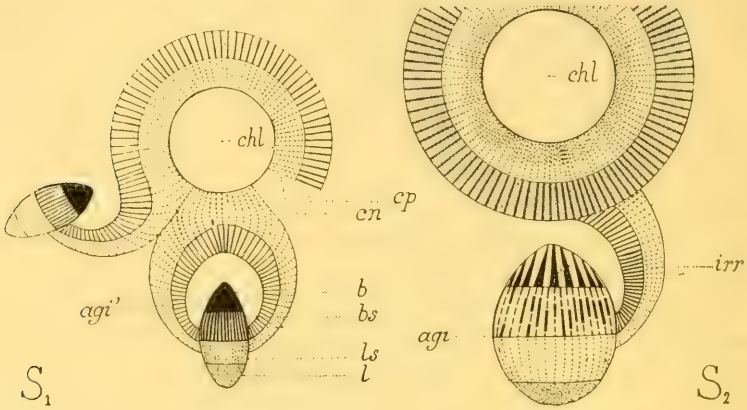


Fig. 222 (S_1). — Cécidie jeune : schéma indiquant comment l'assise génératrice *agi'* d'un faisceau (*b*, *bs*, *l*, *ls*) fonctionne vers la cavité larvaire *chl* et donne naissance aux couches nourricière *cn* et protectrice *cp*.

Fig. 223 (S_2). — Schéma identique pour une cécidie âgée ; *irr*, faisceau d'irrigation.

La forme générale du faisceau varie beaucoup selon que le petit amas fibreux péricyclique, situé en face de son pôle libérien, était ou non lignifié au moment où l'action cécidogène s'est fait sentir.

Supposons qu'il y ait seulement des éléments péricycliques non lignifiés, en face du faisceau, comme c'est le cas pour *flb* (en A_3, fig. 211) : le faisceau est alors ovalaire, très étalé et en contact par sa large base avec un périderme bien développé *pér*, à files radiales comprenant jusqu'à douze cellules arrondies. Dans ce cas, l'écorce située vis-à-vis du faisceau est fortement épaissie, car elle a pu se cloisonner avec activité.

Au contraire, si un petit amas lignifié existe en face du pôle libérien, et c'est le cas pour *flb'* (en A_3, fig. 211), le faisceau est plus

long que large ; assez étalé à son pôle ligneux, il est rétréci au pôle opposé et juste de la largeur de l'amas fibreux péricyclique *fp*. L'écorce contiguë ne s'est pas cloisonnée et a dû se briser par suite de l'hyperplasie latérale : une crevasse longitudinale *s*, visible à l'extérieur, a ainsi pris naissance.

En résumé, la galle âgée est surtout caractérisée par l'hypertrophie considérable des faisceaux libéro-ligneux, par le grand développement du périderme et par la haute différenciation des faisceaux d'irrigation.

2° Galle du pétiole.

Le Cynipide pique le pétiole jeune sur la face supérieure dans le sillon pétiolaire et y dépose plusieurs œufs : au bout de quelques

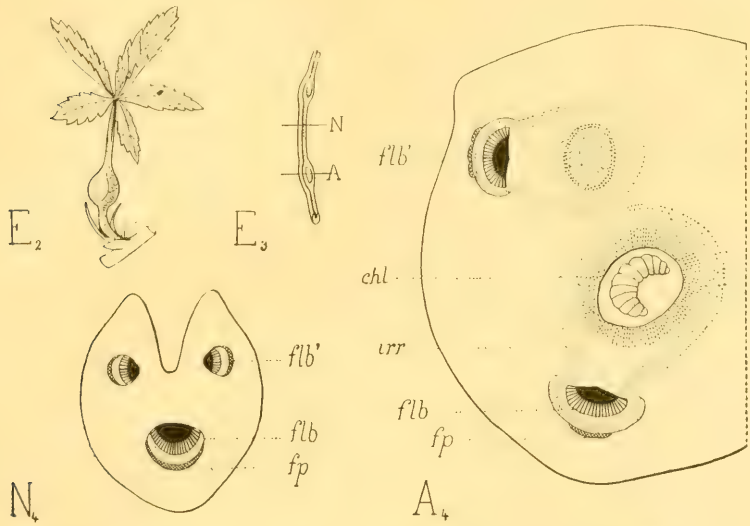


Fig. 224 (E_2). — Aspect de la cécidie du pétiole de *Potentilla reptans* (gr. 1).
Fig. 225 (E_3). — Pétiole avec deux cécidies très jeunes (gr. 1).
Fig. 226 (N_4). — Coupe transversale schématique du pétiole normal (gr. 15).
Fig. 227 (A_4). — Coupe transversale schématique de la cécidie (gr. 15).
flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *fp*, fibres ; *irr*, faisceau d'irrigation ; *chl*, chambre larvaire.

jours, apparaît dans ce sillon une série de minimes renflements hémisphériques (E_3, fig. 225), présentant une tache brune en leur

milieu. Plus tard, ces renflements forment de gros chapelets pouvant atteindre 10 mm. de diamètre (E_2, fig. 224).

Le *pétiole normal* possède deux ailes assez accentuées sur sa face supérieure (N_4, fig. 226) et trois faisceaux libéro-ligneux *flb*, *flb'*, munis chacun d'un arc de fibres péricycliques lignifiées *fp*.

La section d'une *galle âgée* a un contour très différent (A_4, fig. 227), presque circulaire, ne présentant plus que deux ailes pétiolaires, très réduites, mais elle possède toujours le plan de symétrie du pétiole sain ; au centre se trouvent, en général, plusieurs cavités larvaires *chl*.

Les principales modifications que nous avons rencontrées dans la tige parasitée se voient encore ici :

a) Le tissu compris entre les faisceaux cloisonne activement ses cellules dont les contours primitifs restent cellulosiques et longtemps visibles ; autour de la cavité larvaire, les cellules s'organisent en une couche nutritive et, plus tard, en une couche scléreuse externe ;

b) Les faisceaux libéro-ligneux des ailes *flb'* et le faisceau médian *flb* s'hypertrophient considérablement, par suite du fonctionnement actif de leurs assises génératrices internes, et produisent encore de petits faisceaux *irr* qui vont irriguer les environs de la cavité larvaire ;

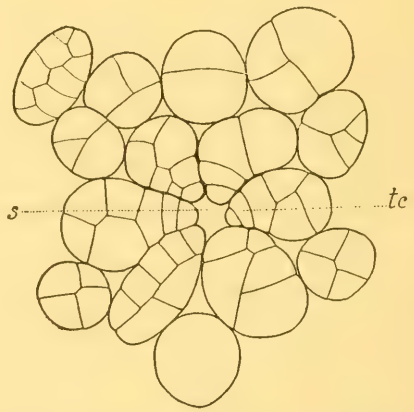


Fig. 228. — Formation de tissu cicatriciel *tc* autour du sillon larvaire *s* (gr. 150).

c) Les arcs péricycliques ne lignifient plus leurs cellules ou fort peu.

Enfin, au milieu du tissu hyperplasié situé entre les faisceaux, on voit très souvent le petit sillon longitudinal (*s*, fig. 228) qu'a parcouru une larve avant de se fixer au point où la galle s'est

développée; les cellules *tc* bordant ce sillon ont dû s'allonger vers la cavité qu'elles ont comblée, puis se sont cloisonnées transversalement plusieurs fois. Nous avons déjà rencontré, au cours de cette étude, maints exemples d'une telle cicatrisation s'effectuant au sein de tissus anormaux.

En résumé, sous l'action du *Xestophanes potentillæ*, la tige rampante du *Potentilla reptans* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait sentir sur la moelle uniformément dans toutes les directions et produit un renflement fusiforme ayant un axe de symétrie ;*

2° *Les cellules médullaires se cloisonnent avec activité et leur membrane se distingue longtemps ;*

3° *Les faisceaux libéro-ligneux s'hypertrophient et envoient dans la moelle de petits faisceaux d'irrigation qui produisent autour de la cavité larvaire une couche nourricière et une couche protectrice scléreuse ;*

4° *Les fibres péricycliques se lignifient rarement ; le périderme apparaît de bonne heure et se développe beaucoup ;*

5° *L'écorce suit l'hypertrophie de la partie centrale et se crevasse en face des amas péricycliques lignifiés.*

Hieracium umbellatum L.

Cécidie produite par l'*Aulax hieracii* Bouché.

Les larves de l'*Aulax hieracii* produisent des galles sur un grand nombre d'espèces du genre *Hieracium*. La cécidie caulinaire de l'*Hieracium umbellatum*, que nous étudierons ici, est fusiforme, allongée, multiloculaire et peut atteindre 15 mm. de diamètre transversal.

Beijerinck [82], dans son important travail sur les premiers stades du développement des galles de Cynipides, a montré comment s'opérait la ponte des œufs d'*Aulax* près du point végétatif,

au sommet de la jeune tige, et comment les larves s'établissaient dans de petites chambres au sein du tissu médullaire hyperplasié (*Gallplastem*), après avoir quitté la cavité des œufs (*Eihöhle*).

Je m'occuperai surtout ici de la production des tissus gallaires durant les premiers stades du développement.

Structure de la galle jeune. — Une coupe transversale pratiquée au-dessus de la cavité larvaire, dans une très jeune galle n'ayant encore que 2 mm. de diamètre (E, fig. 229), présente un contour un peu supérieur (A, fig. 231) à celui de la tige normale (N, fig. 230) et montre la cavité des œufs *s*, assez irrégulière.

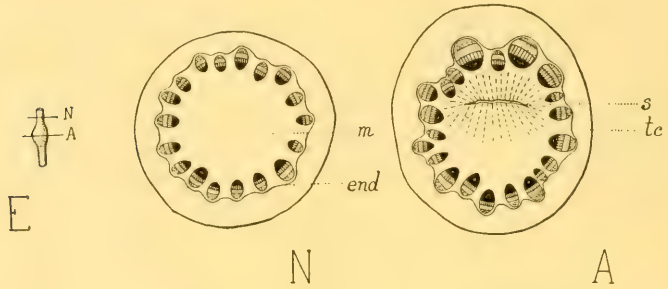


Fig. 229 (E). — Aspect d'une cécidie très jeune de la tige de l'Épervière (gr. 1).
Fig. 230 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).
Fig. 231 (A). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie, pratiquée un peu au-dessus de la cavité larvaire (gr. 15).
m, moelle ; *end*, endoderme, *tc*, tissu cicatriciel ; *s*, cavité aux œufs.

Cette cavité *s* (en A, fig. 232) est tapissée par de longues cellules rayonnantes *tc*, renflées, arrondies ou allongées en poils dans leur région proximale lignifiée ; toutes ces cellules sont cloisonnées transversalement un grand nombre de fois et peuvent présenter jusqu'à une dizaine de cloisons. D'autres cellules *tc'*, en contact elles-mêmes avec les cellules médullaires plus externes *tc''*, présentent une seule cloison ou pas du tout. A la marche du cloisonnement, on reconnaît là du tissu cicatriciel.

Si l'on coupe ensuite transversalement une galle un peu plus âgée que la précédente et ayant 4,3 mm. de diamètre (en E_1, fig. 233), on obtient une section circulaire (A_1, fig. 234). La

cavité des œufs *s* est très allongée, mais toujours peu élargie ; elle est entourée par le tissu cicatriciel *tc*, très développé,

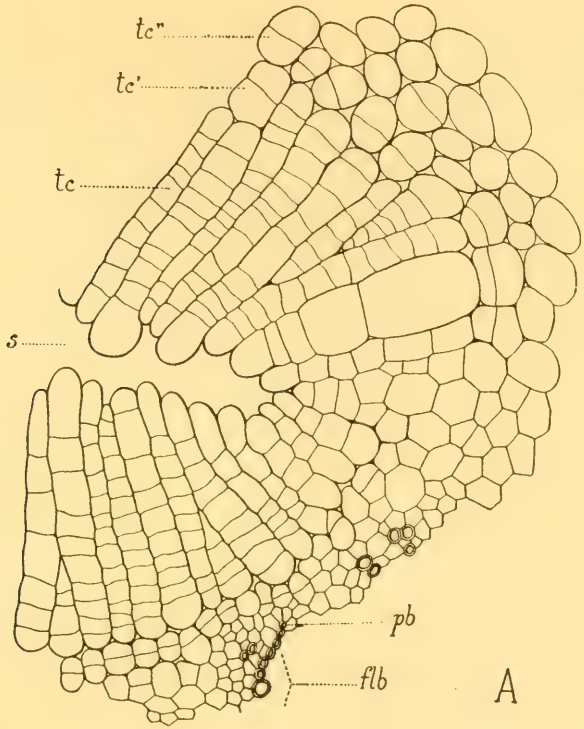


Fig. 232 (A). — Partie de la coupe représentée par la figure précédente et montrant la production du tissu cicatriciel *tc*, *tc'*, *tc''*, autour de la cavité aux œufs *s* ; *flb*, faisceau vasculaire ; *pb*, pôle ligneux (gr. 150).

qui occupe maintenant toute la moelle. Les cellules de ce tissu se sont activement cloisonnées et disposées en longues files rayonnantes allant depuis la cavité des œufs *s* jusqu'aux faisceaux libéro-ligneux *flb*. Le nombre des petites cellules ainsi formées est considérable, même pour une galle n'ayant encore que quelques millimètres de diamètre, comme celle qui est dessinée en A_1, et cinquante à cent fois supérieur au nombre des cellules médullaires de la tige normale.

Ces petites cellules *tc* (en A_1, fig. 236) ont presque toutes la même taille et l'espacement des deux cloisons tangentielles qui

limitent chacunes d'elles dépasse rarement 15 μ ; elles contiennent un abondant protoplasme et des noyaux un peu hypertrophiés, ovoïdes ou sphériques, de 7 μ de diamètre.

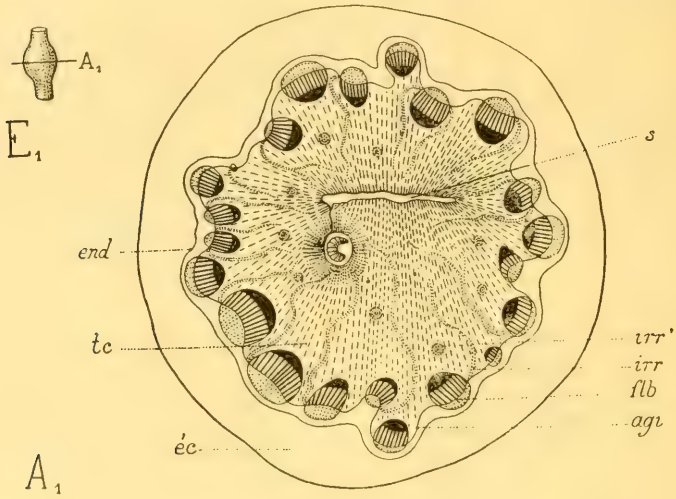


Fig. 233 (E₁). — Aspect d'une cécidie caulinaire de l'Épervière, un peu plus âgée que la précédente (gr. 1).

Fig. 234 (A₁). — Schéma de la coupe transversale médiane de la cécidie : le tissu cicatriciel *tc* est sillonné de nombreux faisceaux d'irrigation *irr*, *irr'* ; *flb*, faisceau vasculaire ; *agi*, assise génératrice interne ; *end*, endoderme ; *éc*, écorce ; *s*, cavité aux œufs (gr. 150).

C'est au milieu de ce tissu cicatriciel abondant que la petite larve établit sa cavité larvaire (en A_1, fig. 234) ; les cellules environnantes se gorgent aussitôt de matières de réserve.

La nutrition d'un tel tissu est assurée par les faisceaux libéro-ligneux de la tige. Ceux-ci sont devenus très irréguliers dans leur forme et leur orientation ; leur taille a beaucoup augmenté. C'est l'assise génératrice interne de ces faisceaux qui fonctionne activement dans les espaces interfasciculaires et qui donne naissance à de petits faisceaux d'irrigation *irr* ; ces derniers contournent la partie ligneuse des gros faisceaux de la tige et se dirigent au travers du tissu cicatriciel vers la cavité larvaire. Ces petits faisceaux d'irrigation sont du reste très sinueux, parfois ramifiés, et serpentent dans toutes les directions ; la coupe transversale de

la galle en donne alors des sections transversales *irr'* aussi bien que des sections longitudinales *irr*.

Dans les galles très jeunes, ces faisceaux d'irrigation sont composés surtout de longs éléments libériens cellulosiques ; les vaisseaux ligneux, à épaississements serrés et régulièrement espacés, apparaissent seulement dans les galles dont le diamètre atteint 6 à 8 mm.

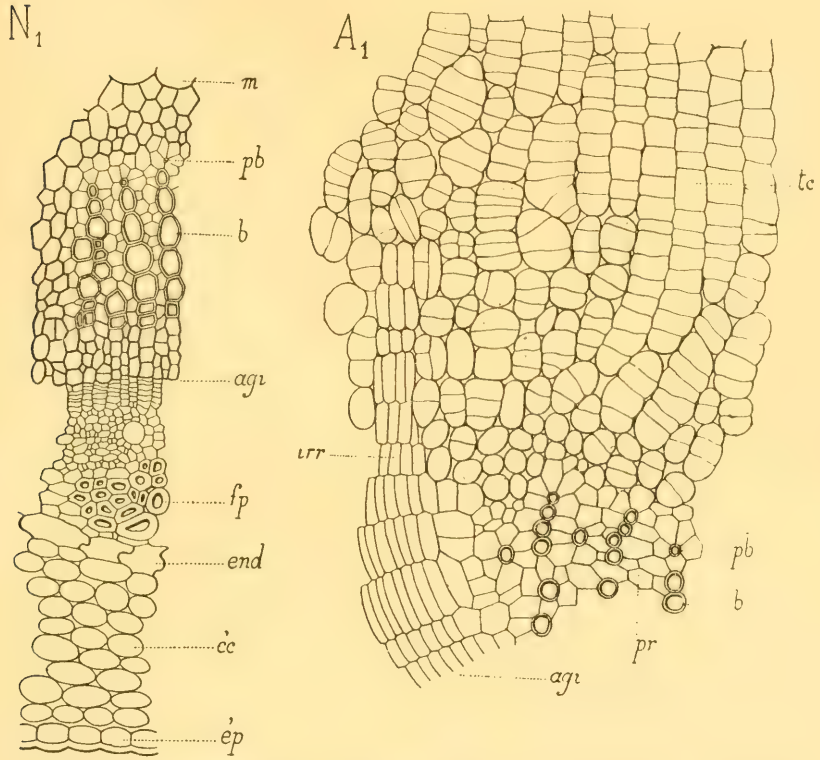


Fig. 235 (N_1). — Partie de la coupe transversale de la tige normale de l'Épervière (gr. 150).

Fig. 236 (A_1). — Portion de la figure 234 montrant comment l'assise génératrice interne *agi* produit un faisceau d'irrigation au milieu du tissu cicatriciel *tc* de la cécidie (gr. 150).

m, moelle ; *pb*, *b*, bois ; *pr*, parenchyme, *fp*, fibres péricycliques ; *end*, endoderme ; *ec*, écorce ; *ep*, épiderme.

La figure 236 (A_1) montre en *irr* l'assise génératrice libéro-ligneuse *agi* commençant à fonctionner au milieu des cellules du tissu cicatriciel *tc*.

En F (fig. 237), j'ai représenté la section transversale d'un petit faisceau d'irrigation, cylindrique, dans lequel le liber *l* occupe le centre et dont le bois ne possède encore qu'un vaisseau différencié *b*.

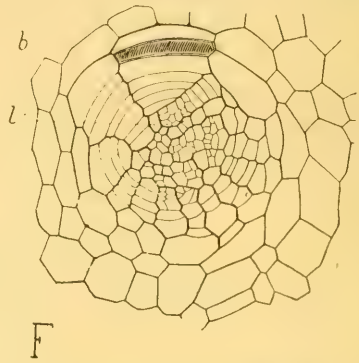


Fig. 237 (F). — Coupe transversale d'un faisceau d'irrigation ; *b*, bois ; *l*, liber (gr. 150).

Structure de la galle âgée. — Dans la galle âgée, la cavité larvaire, un peu agrandie, est entourée des deux couches nourricière et scléreuse que l'on rencontre habituellement dans toutes les galles produites par les Cynipides. Comme pour la cécidie du *Xestophanes potentillæ*, ces deux zones sont en relation directe avec quelques petits faisceaux irrigateurs. Toutes les cellules nutritives *cn* (fig. 238) et toutes les cellules protectrices *cp* ont un diamètre transversal de 50 à 55 μ ; elles sont disposées en files rayonnantes convergeant vers la cavité larvaire *chl* et proviennent de cellules primitives dont on reconnaît encore très facilement le contour, cellules qui se sont cloisonnées cinq ou six fois au maximum sous l'influence de l'assise génératrice des petits faisceaux d'irrigation. Souvent, les cellules les plus externes, dérivées d'une même cellule primitive, ont

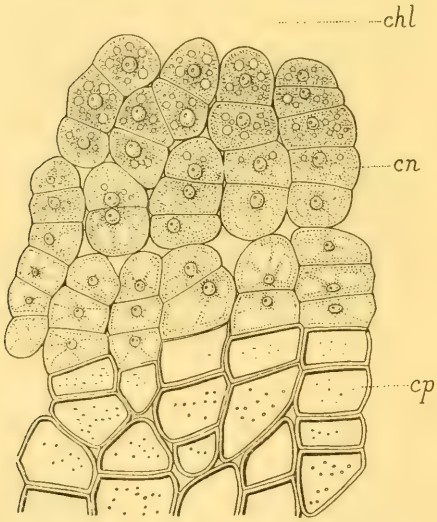


Fig. 238. — Fragment de coupe, prise au bord de la cavité larvaire *chl*, montrant les relations qui existent entre les cellules de la couche nourricière *cn* et celles de la couche protectrice *cp* (gr. 150).

fortement épaissi et lignifié leurs parois (en *cp*) et appartiennent par suite à la zone protectrice, tandis que les plus internes, restées avec des parois minces, se sont bourrées de matières de réserve et font partie de la zone nutritive.

En même temps que ces intenses modifications se produisent dans la moelle de la tige, les faisceaux libéro-ligneux s'hypertrophient considérablement. Les vaisseaux ligneux primaires ne sont plus alignés en files radiales régulières, mais dispersés au milieu du parenchyme très hypertrophié lui-même ; l'assise génératrice interne de chaque faisceau a activement fonctionné et son bois secondaire ne s'est pas lignifié, pas plus du reste que les éléments de l'arc fibreux péricyclique. L'assise externe du péricycle est toujours parenchymateuse et contient un réseau laticifère dont les cellules peuvent atteindre 80 μ et plus de diamètre.

Enfin, l'écorce parasitée peut acquérir une épaisseur cinq ou six fois supérieure à celle de l'écorce saine. Ses cellules endodermiques, très reconnaissables à leurs plissements dans la tige normale âgée (*end*, en N_1, fig. 235), sont complètement déformées. Les autres cellules plus externes augmentent peu en nombre : elles s'allongent surtout tangentiellement jusqu'à atteindre 210 μ (au lieu de 30 μ) et prennent quatre ou cinq cloisons radiales ; la membrane des cellules primitives est facile à reconnaître, car elle reste épaisse et cellulosique. En dehors, l'épiderme se cloisonne aussi pour suivre l'augmentation en volume de la région centrale de la tige et fournit des cellules un peu plus longues que les cellules normales.

En résumé, sous l'influence de l'*Aulax hieracii*, la tige de l'*Hieracium umbellatum* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait sentir sur la moelle uniformément dans toutes les directions, et produit un renflement fusiforme ayant un axe de symétrie ;*

2° *La moelle se transforme tout entière en un énorme tissu cicatriciel rayonnant autour de la cavité des œufs ; la larve s'établit dans ce tissu ;*

3° *De petits faisceaux d'irrigation assurent la nutrition du tissu cicatriciel et la production des couches nourricière et protectrice ;*

4° *Les faisceaux libéro-ligneux de la tige sont hypertrophiés et déformés; leur réseau laticifère péricyclique est très développé;*

5° *L'écorce épaissie a ses cellules allongées tangentiellement.*

Hypochœris radicata L.

Cécidie produite par l'*Aulax hypochœridis* Kieff.

J'ai récolté en abondance le 15 juillet 1898, dans le jardin de l'ancien Laboratoire de Wimereux, de beaux échantillons de cette cécidie qui déforme les pédoncules floraux de l'*Hypochœris radicata* et en arrête le développement. Les plus gros renflements pluriloculaires atteignaient 10 mm. de diamètre et 50 à 60 mm. de long.

Structure du pédoncule normal. — Sa section est un polygone irrégulier (N, fig. 240), de 1,5 mm. de diamètre, dont les angles sont saillants et occupés par un peu de collenchyme. L'épiderme *ép* (en N, fig. 243) comprend des cellules régulières, à cuticule épaisse; au-dessous de lui, les trois assises de cellules corticales *éc* contiennent de nombreux grains de chlorophylle et sont en relation avec les cellules de l'endoderme *end.*

Le système vasculaire comprend une dizaine de faisceaux libéro-ligneux à gros vaisseaux ligneux primaires *b* et à formations secondaires peu développées; en face de chacun des faisceaux, les fibres péricycliques *fp* forment de petits amas reliés latéralement à l'anneau fibreux qui entoure le cylindre central.

Au centre, la moelle *m* possède des cellules serrées les unes contre les autres, de tailles diverses, les plus grandes atteignant 100 μ de diamètre; leur protoplasme est peu abondant et leurs noyaux n'ont guère que 6 μ de longueur.

Structure d'une galle jeune. — Examinons d'abord une jeune cécidie uniloculaire, de 4,3 mm. de diamètre (A, en E, fig. 239); sa section est plus arrondie que celle de la tige normale. Un examen rapide de la coupe (en A, fig. 241) montre que la ceinture vasculaire comporte une quinzaine de faisceaux libéro-ligneux *flb* et qu'elle

entoure une moelle *m* beaucoup plus développée que dans l'axe sain (3 mm. au lieu de 1 mm.).

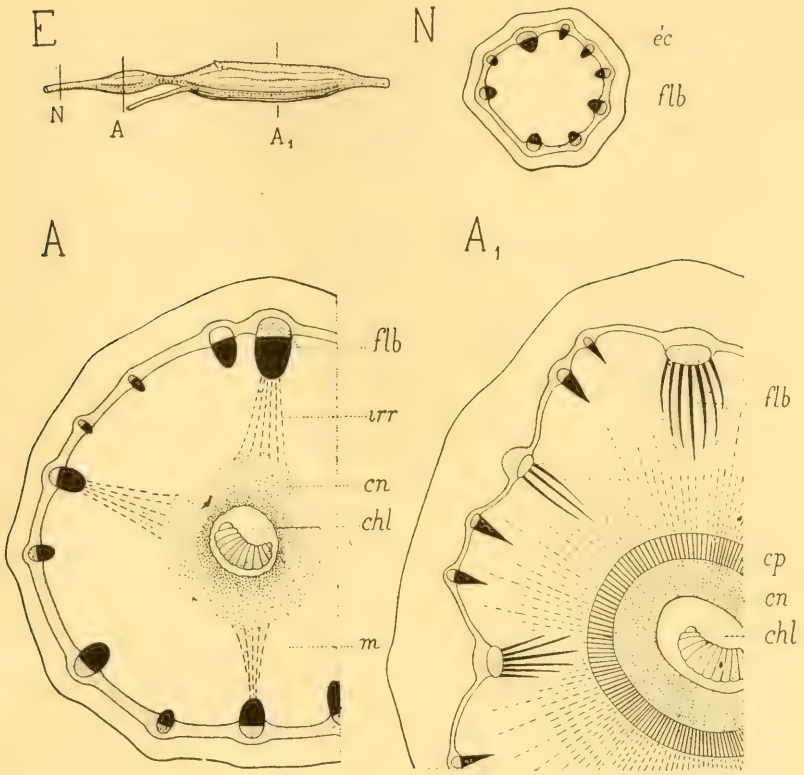
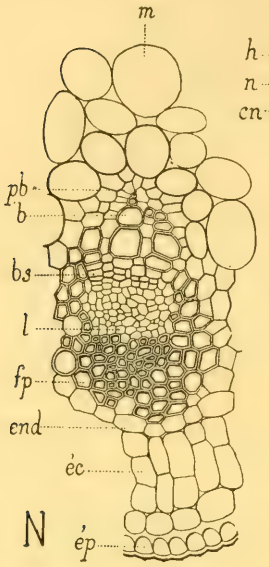


Fig. 239 (E). — Aspect de la cécidie de la tige de *l'Hypochœris radicata* (gr. 1).
Fig. 240 (N). — Coupe transversale schématique de la tige normale (gr. 15).
Fig. 241 (A). — Coupe transversale schématique de la cécidie jeune (gr. 15).
Fig. 242 (A_1). — Même coupe pour une cécidie âgée (gr. 15).

m, moelle ; *flb*, faisceau libéro-ligneux ; *éc*, écorce ; *irr*, cellules irrigatrices ; *cn*, couche nourricière ; *cp*, couche protectrice ; *chl*, chambre larvaire.

C'est dans ce tissu médullaire spongieux que la larve a creusé sa cavité *chl*, bientôt entourée d'une couronne de grosses cellules isodiamétriques *cn*, de 80 μ de diamètre, dont l'ensemble tranche bien sur les cellules claires de la moelle périphérique. On reconnaît facilement là une couche nutritive, car les noyaux volumineux *n* (en A, fig. 244) y atteignent parfois 29 μ de diamètre et possèdent

de beaux nucléoles; de plus, le protoplasme très épais contient de nombreuses gouttelettes huileuses très réfringentes *h* qui lui donnent un aspect réticulé bien caractéristique.



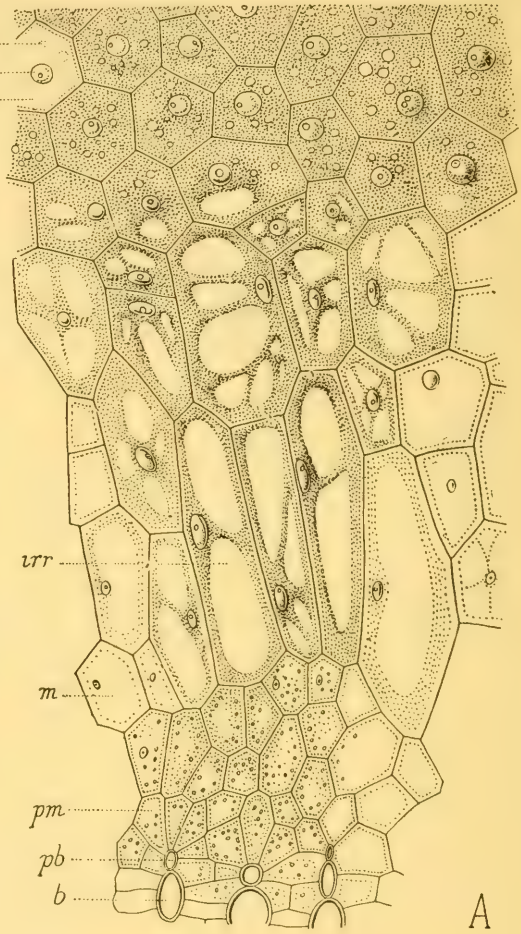


FIG. 243 (N). — Partie de la coupe transversale représentée par la fig. 240: *m*, moelle; *pb*, *b*, *bs*, bois; *l*, liber; *fp*, fibres péricycliques; *end*, endoderme; *éc*, écorce; *ép*, épiderme (gr. 150).

FIG. 244 (A). — Détail des cellules irrigatrices *irr* mettant en rapport le faisceau libéro-ligneux *pb*, *b* avec les cellules de la couche nourricière *cn*; *n*, noyau *h*, gouttelettes d'huile; *m*, moelle; *pm*, zone périmédullaire (gr. 150).

Pour se rendre compte de la façon dont s'est formé ce tissu nourricier, il est nécessaire de pratiquer des coupes transversales dans de très jeunes galles: le diamètre de la moelle s'y montre peu supérieur au diamètre normal et comprend quelques cellules en

plus. La larve se trouve dans une très petite cavité, à peu près au centre de la moelle. Autour d'elle, les cellules s'allongent radialement, puis se cloisonnent dans une direction perpendiculaire; leur protoplasme devient plus abondant que partout ailleurs et leurs noyaux, toujours ovoïdes, atteignent 12 μ de longueur. Ensuite, le cloisonnement se manifeste de la même façon, mais un peu plus loin ; les matières nutritives s'accumulent dans les cellules, les noyaux deviennent plus volumineux et sphériques: le tissu nourricier est constitué.

La présence de ce tissu riche en protoplasme et en réserves nutritives entraîne forcément des modifications dans la structure des faisceaux libéro-ligneux de la tige. Et, en effet, les faisceaux ligneux sont maintenant très élargis dans leur région centrale et leurs pôles ligneux *pb* (en A, fig. 244) sont écartés les uns des autres par suite de l'allongement tangentiel des cellules de parenchyme qui les séparent. En face de chaque pôle ligneux, les cellules de la zone périmédullaire *pm* sont allongées vers le centre de la galle et contiennent de nombreux grains d'amidon.

Enfin, plus au centre, les cellules *irr* de la moelle, comprises entre le tissu nourricier *cn* et la zone périmédullaire *pm*, sont très allongées radialement (250 μ) ; leur protoplasme est devenu abondant et leurs noyaux sont intermédiaires comme taille et comme forme entre ceux de la moelle proprement dite (noyaux fusiformes de 6 μ de longueur) et ceux du tissu nourricier (noyaux sphériques atteignant 30 μ de diamètre). Ces cellules élancées, sveltes, pleines de vie et de sève, contrastent singulièrement avec les cellules polygonales, lourdes et obèses de la couche nourricière. Ce sont de véritables cellules d'irrigation.

En même temps que cette importante modification se produit dans le tissu médullaire, toute la région située en dehors des faisceaux ligneux s'hypertrophie ; les cellules corticales, toujours riches en chloroleucites, s'arrondissent et se séparent les unes des autres par de grands méats. Enfin, l'épiderme, qui ne possédait dans la tige normale (fig. 245) que des cellules allongées ayant 14 μ de longueur , s'est cloisonné et se montre constitué par des cellules polygonales, irrégulières, isodiamétriques, de 40 μ de

largeur (fig. 246) ; ses stomates ont peu augmenté leur taille, mais ils sont très écartés les uns des autres.

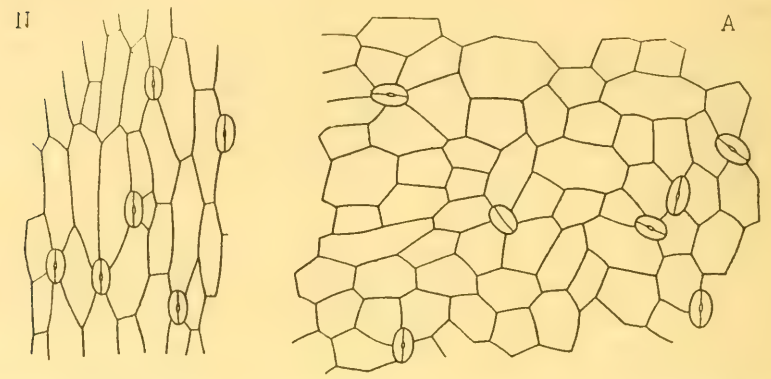


Fig. 245 (N). — Épiderme de la tige normale de l'*Hypochœris radicata* (gr. 150).
Fig. 246 (A). — Épiderme de la cécidie caulinaire de la même plante (gr. 150).

Structure d'une galle âgée. — La section transversale d'une galle recueillie vers la fin de l'année, en novembre, est sensiblement circulaire et possède 8 mm. de diamètre (A_1, fig. 242).

L'écorce y est hypertrophiée, mais moins cependant que dans la moelle ; en face des gros faisceaux libéro-ligneux, ses cellules les plus internes sont transformées en de longs poils contournés (*éc*, en A_1, fig. 247).

Les faisceaux libéro-ligneux sont aussi très allongés et leurs fibres péricycliques *fp* sont grandes, polygonales, à parois minces lignifiées. Le liber *l* est peu développé. Les vaisseaux du bois primaire *b* et du bois secondaire *bs* ne sont plus arrondis, comme dans la tige normale où ils avaient un diamètre moyen de 27 μ ; ils s'allongent, arrivent parfois à 120 μ et leurs files sont souvent dissociées par l'hypertrophie du parenchyme. Enfin, autour des pôles ligneux *pb*, les cellules peuvent atteindre 180 μ de longueur au lieu des 10 μ qu'elles ont normalement.

C'est la région médullaire située autour de la cavité larvaire qui présente la plus grande hypertrophie. Dans cette région est apparu un large anneau *cp* de cellules à parois épaisses et cellulosiques. Ces cellules sont serrées les unes contre les autres, très allongées radialement, et ne laissent entre elles que de minuscules

méats; toutes se multiplient activement et présentent des cloisons tangentielles. Celles du centre sont en relation directe avec les cellules nourricières; ce sont aussi les plus longues et les plus cloisonnées, car elles atteignent parfois 500 μ et peuvent posséder

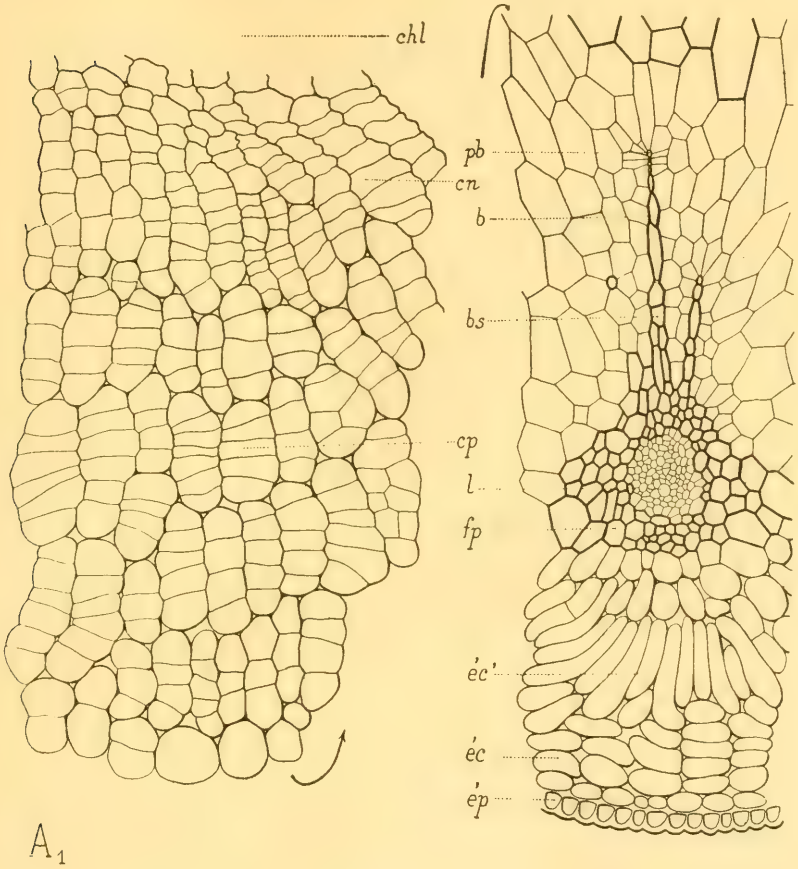


Fig. 247 (A1). — Partie de la coupe représentée par la figure 242 : on y voit le cloisonnement très actif qui se manifeste dans les couches nourricière *cn* et protectrice *cp*, ainsi que le grand allongement radial du faisceau libéro-ligneux (*pb, b, bs, l*) et de l'écorce (*éc', éc*); *fp*, fibres péricycliques; *ép*, épiderme; *chl*, chambre larvaire (gr. 60).

jusqu'à 9 cloisons à peu près parallèles. Enfin, les cellules de la couche nourricière *cn* qui entourent la cavité larvaire sont encore riches en matières nutritives, en protoplasme, et possèdent de gros

noyaux ainsi que des parois sinueuses : elles servent à l'entretien de la larve pendant l'hiver.

Les cellules médullaires présentent de moins en moins de cloisons au fur et à mesure qu'on se rapproche des pointes ligneuses des faisceaux ; là, elles sont simplement allongées et par suite peu modifiées.

Plus tard, toutes les cellules de la couche protectrice *cp* lignifient leurs parois, sans jamais cependant les épaissir beaucoup, et forment autour de la cavité larvaire une coque scléreuse peu résistante.

Il faut bien remarquer que la production du tissu nourricier et de la couche protectrice, ainsi que leur irrigation, ne se font pas ici comme dans les autres tiges déformées par des Aulax. Nous avons vu, en effet, dans les cécidies du *Potentilla reptans* et de l'*Hieracium umbellatum*, les assises génératrices des faisceaux fonctionner très facilement en dehors d'eux et produire de petits faisceaux d'irrigation qui prennent une part active à la formation des couches nutritive et protectrice. Ici, dans le pédoncule floral de l'*Hypochœris*, les formations secondaires sont peu abondantes, même à l'intérieur des faisceaux libéro-ligneux, et c'est tout à fait par exception, dans les galles très volumineuses, que l'on rencontre un ou deux petits faisceaux d'irrigation ; la nutrition des couches médullaires voisines de la larve est en général assurée par l'intermédiaire de longues cellules irrigatrices, situées en face des faisceaux.

En résumé, sous l'action de l'*Aulax hypochœridis*, la tige de l'*Hypochœris radicata* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait sentir sur la moelle avec la même intensité dans toutes les directions et détermine l'apparition d'un renflement fusiforme ayant un axe de symétrie ;*

2° *Les cellules médullaires se différencient de bonne heure autour de la cavité larvaire en une couche nourricière, puis, plus tard, en une couche scléreuse externe ;*

3° *La nutrition de ces tissus est assurée par de longues cellules irrigatrices situées en face des faisceaux ;*

4° *Les faisceaux libéro-ligneux sont fortement hypertrophiés ; les files ligneuses sont étirées et dissociées ;*

5° *L'écorce est très épaissie ; ses cellules internes sont allongées et contournées.*

Atriplex Halimus L.

Cécidie produite par le *Stefaniella Trinacriæ* STEFANI.

En Sicile, en Algérie et dans le Midi de la France, ce Diptère produit de petits renflements fusiformes sur les tiges, les nervures médianes des feuilles et les bractées florales de l'*Atriplex Halimus*. J'étudierai ici avec quelques détails la galle des tiges que j'ai recueillie en grande abondance à Saint-Denis-du-Sig (Algérie).

Les cécidies des tiges consistent en renflements fusiformes, assez réguliers quand ils ne contiennent qu'une larve (en E, fig. 248), et atteignent 5 à 7 mm. de diamètre ; au contraire, si elles sont pluriloculaires (en E_1, fig. 252), elles peuvent avoir 15 à 20 mm. de diamètre, mais elles sont plus irrégulières. Chaque larve blanche se creuse dans le tissu gallaire une cavité courbe bouchée par l'épiderme qu'elle respecte, puis se métamorphose dans sa loge.

Examinons successivement les galles uniloculaires, les galles pluriloculaires, puis les déformations de l'inflorescence.

1° *Structure d'une cécidie uniloculaire.*—Une coupe transversale pratiquée dans la cécidie au niveau de la cavité larvaire (en A, fig.251) a un contour beaucoup plus arrondi que la coupe de la tige normale (en N, fig. 250) ; son diamètre est de 5 mm. au lieu de 1,3. La surface de la galle est couverte de poils abondants et l'épiderme *ép* (en A, fig. 251) possède des cellules polygonales irrégulières, bien plus larges que les cellules normales (34 μ au lieu de 10 μ), mais plus courtes. L'écorce présente, de place en place, des amas de collenchyme *co* beaucoup plus étalés que dans la tige saine, puis de grandes cellules corticales irrégulières *éc*, allongées un peu radialement et pouvant atteindre de deux à quatre fois la taille ordinaire.

Les formations de l'assise génératrice péricyclique surnuméraire *agp* sont les plus régulières, car elles constituent, en dedans de l'écorce, une couche presque circulaire d'un diamètre

cinq fois supérieur au diamètre normal. Par contre, l'épaisseur de cet anneau est beaucoup plus petite que dans la tige non parasitée et, au lieu d'y trouver de huit à dix assises de parenchyme secondaire,

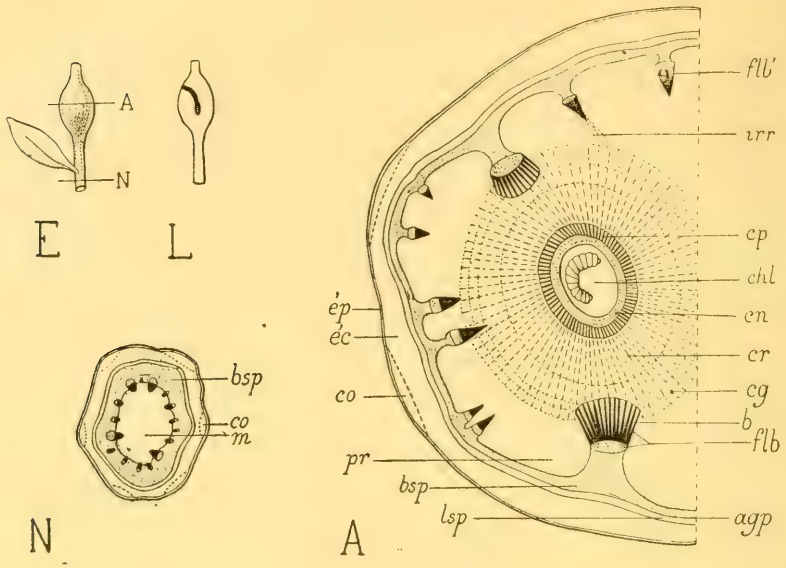


Fig. 248 (E). — Aspect de la cécidie caulinaire de l'*Atriplex Halimus* (gr. 1).
Fig. 249 (L). — Coupe longitudinale de la même cécidie (gr. 1).
Fig. 250 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).
Fig. 251 (A). — Schéma de la coupe transversale médiane d'une cécidie *uniloculaire* (gr. 15).

m, moelle ; *flb*, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *b*, bois ; *agp*, *bsp*, *lsp*, formations secondaires péricycliques ; *pr*, parenchyme ; *co*, collenchyme ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme ; *irr*, cellules irrigatrices ; *cg*, *cr*, *cp*, *en*, couches génératrice, radiale, protectrice et nourricière ; *chl*, chambre larvaire.

il n'est pas rare d'en rencontrer une ou deux. Le fonctionnement de l'assise génératrice péricyclique est un peu actif, en face des gros faisceaux primaires *flb*, et tous les éléments produits sont à parois minces, faiblement lignifiées. De plus, les faisceaux libéro-ligneux primaires *flb* et les faisceaux secondaires péricycliques *flb'* sont très écartés les uns des autres et séparés par un parenchyme régulier *pr* formé de cellules polygonales à parois minces, peu lignifiées.

C'est autour de la cavité larvaire que les phénomènes les

plus intéressants se passent. Les gros faisceaux primaires *flb* sont élargis en éventail vers le centre de la galle : leurs vaisseaux de bois primaire *b* sont écartés les uns des autres et en rapport, par de longues cellules d'irrigation *irr*, avec d'autres cellules *cg* qui entourent la cavité larvaire *chl* et qui sont allongées tangentiellement. Les cellules de cette *première zone* ont des parois minces, d'abord cellulosiques, plus tard lignifiées légèrement et finement ponctuées ; elles sont en active voie de cloisonnement, tant que la larve ne se métamorphose pas, et produisent des files cellulaires radiales qui s'ajoutent aux cellules des assises plus internes : c'est la *couche génératrice cg*.

On trouve, en se rapprochant de la cavité larvaire, une *deuxième zone* de longues cellules disposées en files radiales, atteignant 80 à 100 μ de longueur : c'est la *couche radiale cr*. Ses cellules sont serrées les unes contre les autres et plus étroites à leur extrémité centrale ; leurs parois sont minces et ponctuées et elles se lignifient quand les cellules ont atteint leur plus grande taille.

Plus au centre, se trouve une *troisième zone* composée cette fois de cellules courtes, isodiamétriques, de 25 μ de diamètre au maximum, à parois épaisses de 4 μ, fortement lignifiées et ponctuées : c'est une *couche protectrice cp* ou scléreuse. Chaque cellule de cette zone contient une grosse mâcle d'oxalate de calcium, comme les cellules des couches précédentes.

Enfin, en dedans de cet anneau scléreux, une *quatrième zone* de petites cellules de 40 à 50 μ de diamètre, à parois minces et non sclérifiées, borde la cavité larvaire *chl* : c'est la *couche nutritive cn* dont toutes les cellules contiennent un protoplasme abondant qui sert de nourriture à la larve.

En somme, autour de la chambre larvaire, on distingue très bien les quatre couches suivantes : couche nutritive *cn*, couche protectrice *cp*, couche radiale *cr*, couche génératrice *cg*.

Les trois premières zones tirent leur origine de la couche génératrice *cg* : les cellules scléreuses de la troisième zone, par exemple, ne sont autres que les cellules radiales les plus internes ayant épaissi et lignifié leurs parois.

C'est dans la couche de cellules aplaties *cg* que débute le cloisonnement, et l'activité qui se manifeste à ce niveau explique pourquoi les gros faisceaux libéro-ligneux primaires et même beaucoup de faisceaux secondaires irriguent toute cette région.

Le même phénomène nous a du reste été présenté par la galle de l'*Hypochœris radicata*; dans cette cécidie, le cloisonnement était beaucoup plus actif qu'ici, mais, par contre, les cellules scléreuses n'épaississaient pas autant leurs parois.

En résumé, dans le cas d'une galle uniloculaire, c'est surtout la partie périphérique de la moelle qui subit l'action cécidogène et qui s'hyperplasie.

2° *Structure d'une cécidie pluriloculaire*. — Quand plusieurs larves occupent la moelle de la tige, l'hyperplasie est beaucoup plus forte et la galle atteint 10 mm. de diamètre (en E_1, fig. 252). Autour de chaque cavité larvaire, le tissu médullaire *m* (en A_1, fig. 253) se différencie en couches nutritive, protectrice et génératrice comme il a été dit plus haut. La nutrition de ces nouveaux tissus

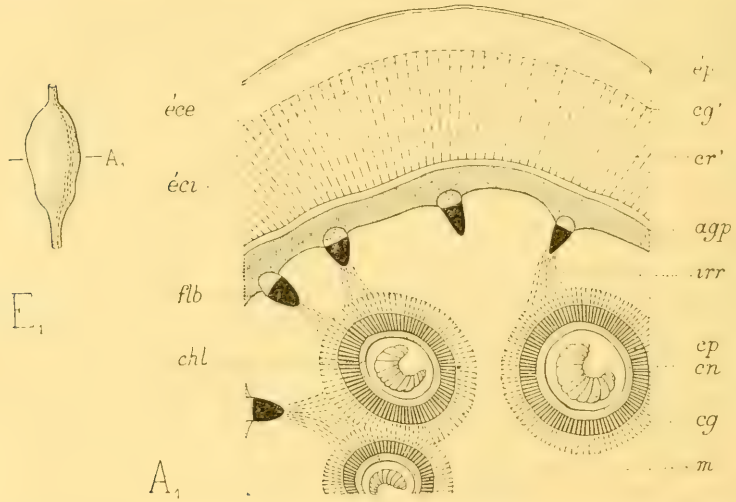


Fig. 252 (E_1). — Aspect d'une cécidie caulinaire âgée de l'*Atriplex Halimus* (gr. 1).

Fig. 253 (A_1). — Schéma de la coupe transversale médiane d'une cécidie *multiloculaire* : l'action parasitaire s'étend jusqu'à l'écorce interne *éci* (gr. 15). Les lettres ont la même signification que dans la figure précédente.

est assurée par les faisceaux libéro-ligneux les plus proches, grâce à de longues cellules d'irrigation *irr* disposées en éventail à la partie interne des faisceaux; ces cellules contiennent de nombreuses mâcles.

L'écorce est surtout influencée par l'action parasitaire. Elle devient très épaisse et comprend deux couches bien nettes, l'une externe restée mince, l'autre interne très développée. L'écorce externe *éce* est composée de petites cellules collenchymateuses tandis que l'écorce interne *éci* a allongé radialement ses cellules *cr'* et les a transformées en de longs poils contournés, serrés les uns contre les autres, atteignant parfois 500 μ, c'est-à-dire un demi-millimètre. Les cellules les plus internes, proches des cellules endodermiques, sont modifiées comme les autres et contiennent de nombreuses mâcles ; leurs noyaux sont volumineux (30 μ) ; leurs parois, munies de quelques petites ponctuations irrégulières, se lignifient quand la galle est un peu âgée. C'est suivant la ligne de séparation des deux couches corticales, en *cg'*, que les cellules s'allongent, puis se cloisonnent perpendiculairement : les zones *cg'* et *cr'* sont ainsi les homologues des zones *cg* et *cr* qui prennent naissance dans le tissu médullaire.

Il est intéressant de constater, dans le cas de la galle multiloculaire, que la présence de quatre cavités larvaires au sein de la moelle se traduit par une hyperplasie très accusée des tissus situés en dehors du cylindre central ; l'action cécidogène, plus puissante que dans la galle uniloculaire, a agi à une distance beaucoup plus grande.

3° *Structure d'une galle de l'inflorescence.* — Dans ce cas, la cécidie se développe presque toujours latéralement et porte à sa surface des fleurs ou des fruits ; elle est uniloculaire le plus souvent. En coupe transversale, le cylindre central se montre peu modifié : la cavité larvaire occupe presque toute la moelle et est enserrée par les faisceaux libéro-ligneux qui n'ont pas besoin de s'étaler ni de s'allonger pour irriguer le tissu nourricier. Toute l'action parasitaire se reporte alors sur l'écorce dont les cellules externes, comme les cellules internes, s'allongent radialement ; celles avoisinant le cylindre central subissent l'hypertrophie la plus forte puisqu'elles sont moins éloignées du parasite que les autres.

En résumé, sous l'influence du *Stefaniella Trinacriæ*, la tige de l'*Atriplex Halimus* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait sentir également dans toutes les*

directions et détermine l'apparition d'un renflement qui possède un axe de symétrie ;

2° *Cette action est d'autant plus intense que le nombre des parasites est plus grand ; l'hyperplasie se produit à la périphérie de la moelle pour une cécidie uniloculaire et s'étend à l'écorce quand elle est pluriloculaire ;*

3° *Autour de chaque cavité larvaire, le tissu médullaire, irrigué directement par les faisceaux libéro-ligneux, se différencie en une couche nourricière et une couche sclérreuse.*

Eryngium campestre L.

Cécidie produite par le *Lasioptera eryngii* Vallot.

En 1828, Vallot a signalé les déformations que le *Lasioptera eryngii* produit sur les tiges et les pétioles du Panicaut champêtre. Les renflements déterminés par ce diptère sont pluriloculaires en général et particulièrement gros sur les pétioles des feuilles où ils peuvent atteindre 25 à 30 mm. de diamètre. Les larves orangées qui vivent dans les petites loges s'y métamorphosent, mais auparavant creusent dans le tissu gallaire une galerie irrégulière séparée de l'extérieur par l'épiderme respecté.

Cette cécidie était très abondante en juillet 1902 aux environs du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau.

Examinons successivement les galles de la tige, des rameaux et du pétiole.

1° Galle de la tige.

Structure de la tige normale. — Elle est cylindrique et a 6 mm. de diamètre (N_1, fig. 255 et fig. 257). Sa moelle *m* est très développée et entourée par un cercle de faisceaux libéro-ligneux *flb* de tailles variées, ayant tous des vaisseaux ligneux à très grande section (50 μ), arrondis et peu serrés les uns contre les autres. Les faisceaux libéro-ligneux sont réunis par du tissu secon-

daire et chacun d'eux est entouré par les cellules lignifiées de la zone périmédullaire *pm*.

L'écorce *éc* comprend de place en place des amas de collenchyme séparés par un tissu lacuneux *cl* dont les cellules sont bourrées de grains de chlorophylle ; ce sont les bandes de ce tissu vert qui donnent à la tige son aspect strié. Les cellules épidermiques sont isodiamétriques en coupe transversale. Enfin, des canaux

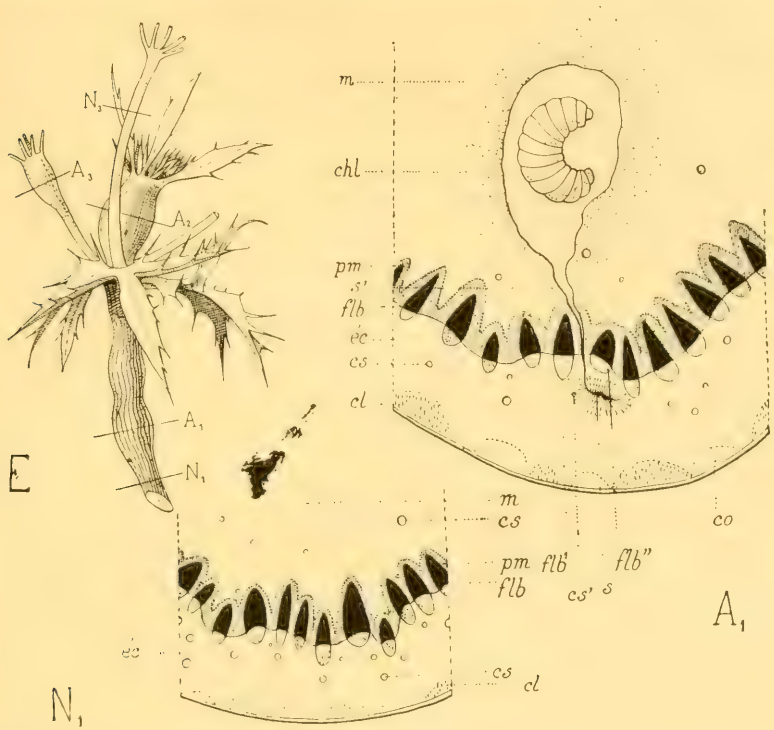


Fig. 254 (E). — Aspect des diverses cécidies caulinaires du Panicaut (gr. 1).

Fig. 255 (N_1). — Coupe transversale schématique du rameau principal normal de la même plante (gr. 15).

Fig. 256 (A_1). — Coupe transversale schématique de sa cécidie (gr. 15).

m, moelle ; *flb*, *flb'*, *flb''*, faisceaux vasculaires ; *pm*, zone périmédullaire lignifiée ; *éc*, écorce ; *cs*, *cs'*, canal sécréteur ; *cl*, tissu chlorophyllien ; *co*, collenchyme ; *chl*, chambre larvaire ; *s*, *s'*, sillon larvaire.

sécréteurs *cs* de grande taille (50 à 60 μ) existent en face des faisceaux dans la moelle et dans l'écorce ; de plus petits *cs'* (fig. 257) s'observent au voisinage du liber.

Structure de la galle de la tige. — La galle que j'ai étudiée est uniloculaire et forme sur le côté de la tige (A_1, en E, fig. 254) une petite saillie latérale produite par la position un peu excentrique de la cavité larvaire. Le plus grand diamètre de la section atteint 10 mm.

Dans la région de la coupe située à l'opposé du parasite, la structure de la tige est peu modifiée et la plupart de ses tissus sont simplement hypertrophiés. Dans l'autre partie de la tige, la larve du *Lasioptera* occupe une cavité irrégulière *chl* (en A_1, fig. 256), de 150 μ de longueur sur 70 μ de largeur, et sa présence amène de nombreuses modifications dans l'écorce, dans l'anneau vasculaire et dans la moelle.

L'écorce *éc* possède une épaisseur double de l'écorce normale. Elle est limitée, à l'extérieur, par un épiderme qui a considérablement élargi ses cellules (75 μ au lieu de 25 μ) afin de suivre l'accroissement des tissus internes. Les cellules collenchymateuses *co* de l'écorce externe se sont elles-mêmes allongées tangentiellement (jusqu'à 250 μ), sans accroître ni leur épaisseur ni leur diamètre transversal, et elles se sont divisées un grand nombre de fois par des cloisons radiales. Quant au tissu chlorophyllien *cl* il est encore très développé, mais moins lacuneux. Enfin, les cellules les plus internes de l'écorce sont très irrégulières.

Un certain désordre s'est produit dans les faisceaux libéro-ligneux *flb'*, *flb''* qui avoisinent la cavité larvaire; ils sont modifiés en taille, en orientation et en espacement. Cette altération provient d'un diverticule *s'* de la chambre larvaire *chl*, dirigé à peu près suivant un rayon, qui traverse l'anneau libéro-ligneux et vient aboutir à une grande fente *s*, située contre la partie libérienne d'un gros faisceau raccourci *flb''*. Autour de cette fente *s* (en A_1, fig. 258), les cellules se sont allongées vers sa cavité et l'ont réduite ; puis elles se sont cloisonnées transversalement et ont produit ainsi un tissu cicatriciel abondant *tc* dont les cellules centrales sont lignifiées. Le développement pris par ce tissu cicatriciel a refoulé l'assise génératrice libéro-ligneuse vers la moelle et l'a incurvée. Il en est résulté pour le gros faisceau libéro-ligneux *agi* des formations secondaires peu développées et pressées les unes contre les autres ; ses gros vaisseaux de bois primaire *b*, *mb* sont devenus polyédriques par compression.

La fente *s'* est presque horizontale puisqu'elle est contenue

tout entière dans deux ou trois coupes transversales rapprochées ; assez large à l'origine, elle a été peu à peu comblée par un cloisonnement très actif effectué dans les cellules des diverses couches qu'elle traverse et qui a produit du tissu cicatriciel.

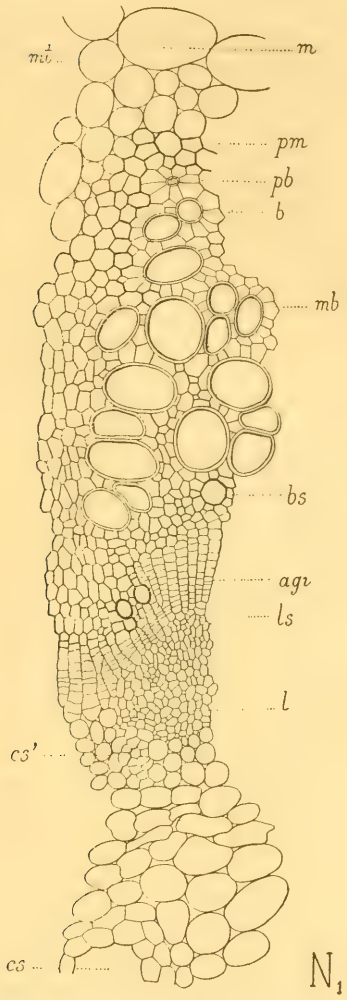


Fig. 257 (N_1). — Partie de la coupe transversale normale représentée par la figure 255 : *m*, moelle ; *mt*, méat ; *pm*, zone périmédullaire ; *pb*, *b*, *mb*, *bs*, bois ; *agi*, assise génératrice interne ; *ls*, *l*, liber ; *cs*, *cs'*, canal sécréteur (gr. 150).

L'origine de la fente *s* au bord de l'anneau vasculaire est assez facile à trouver. Toutes les coupes pratiquées au-dessus de la cavité larvaire, dans la région qui la sépare du point d'insertion des rayons de l'ombelle, contiennent cette fente : elle représente donc le trajet suivi dans la tige par la jeune larve. Celle-ci, éclose à l'aisselle des rayons de l'inflorescence, a voyagé dans la tige un certain temps, puis a traversé l'anneau vasculaire pour s'établir enfin dans la moelle.

Il est bon de noter encore, en outre des modifications qui ont été signalées plus haut dans la tige, que les canaux sécréteurs médullaires ou corticaux, voisins de la cavité larvaire ou de la fente *s*, se sont peu développés ; leurs cellules sécrétrices, cloisonnées une ou plusieurs fois, les ont obstrués presque complètement. Deux canaux sécréteurs *cs'* ainsi déformés sont visibles sur la figure 258.

Enfin, la moelle, qui possède dans la tige normale des cellules arrondies, peu serrées les unes contre les autres et à grands méats

Fig. 258 (A1). — Portion de la cécidie caulinaire du Panicaut correspondant à la figure 257 : environs du sillon larvaire *s, s'* et tissu cicatriciel *tc* (gr. 150).

intercellulaires (*m*, *mt*, en N_1, fig. 257), est formée, aux environs de la cavité larvaire (*m*, en A_1, fig. 258), de grandes cellules irrégulièrement arrondies, cloisonnées dans tous les sens, pressées les unes contre les autres et atteignant un diamètre de 110 μ (au lieu de 60 μ). Par l'hypertrophie et la multiplication de ses éléments, elle fournit ainsi la plus grande partie des tissus gallaires, en même temps qu'une nourriture abondante pour la larve

2° Galle du rameau axial.

Structure du rameau axial normal. — La section transversale d'un rameau axial (en N_2, fig. 259) a la forme d'un triangle curviligne isocèle et présente par suite un plan de symétrie. Son diamètre est de 3 mm. environ.

L'écorce *éc* est un peu moins développée que dans la tige normale et possède encore de nombreux amas de collenchyme, séparés par du tissu chlorophyllien. Les faisceaux libéro-ligneux *flb* sont allongés et isolés par des rayons médullaires peu lignifiés. Les vaisseaux du bois primaire *b* (en N_2, fig. 261) et du métaxylème *mb* sont presque tous de même taille (25 μ environ de diamètre), arrondis et disposés sans ordre. Dans chaque faisceau l'assise génératrice interne fonctionne et produit des tissus secondaires *bs* et *ls*.

Enfin, les canaux sécréteurs *cs*, *cs'* sont très réguliers, tous assez rapprochés du faisceau qu'ils entourent, et possèdent une grande section.

Structure du rameau axial anormal. — L'aspect du rameau axial parasité est tout autre. Le rameau est resté court (20 mm. au lieu de 60 mm.) et s'est épaissi en une grosse masse trapue ayant presque 10 mm. de diamètre (A_2, en E, fig. 254).

La section a un contour à peu près circulaire (A_2, fig. 260) et possède encore le plan de symétrie du rameau normal. Au centre, la moelle s'est considérablement agrandie. Ses cellules hypertrophiées sont presque toutes cloisonnées et leur abondant protoplasme contient un gros noyau ; dans le tissu sain elles n'ont qu'un protoplasme peu épais et un petit noyau. C'est au milieu de ces cellules que les larves du *Lasioptera* ont creusé leurs grandes et

irrégulières cavités *chl* ; on en aperçoit toujours plusieurs sur une même coupe transversale.

Fig. 259 (N_2). — Coupe transversale schématique d'un rameau axial normal de Panicaut (gr. 15).

Fig. 260 (A_2). — Coupe correspondante de la cécidie (gr. 15).

m, moelle ; *flb*, *flb'*, *flb''*, faisceaux vasculaires ; *éc*, écorce ; *cs*, *cs'*, *cs''*, canaux sécréteurs ; *chl*, chambre larvaire ; *s*, sillon larvaire.

De place en place dans la moelle, et souvent aussi près des faisceaux libéro-ligneux, se voient les petites galeries *s* que ces mêmes larves ont dû creuser (parallèlement à l'axe du rameau) pour gagner le niveau où elles ont établi leur cavité définitive. Un abondant

tissu de cicatrisation s'est formé autour de ces galeries abandonnées et les a obstruées en partie.

L'énorme hypertrophie du rameau anormal a dissocié l'anneau vasculaire. Les faisceaux libéro-ligneux y sont beaucoup plus larges. Leurs vaisseaux de bois primaire se sont isolés les uns des autres sans modifier leur diamètre ; leurs assises génératrices internes ont très peu fonctionné ; leurs libers primaires sont étalés au lieu de former des amas très nets en demi-cercle.

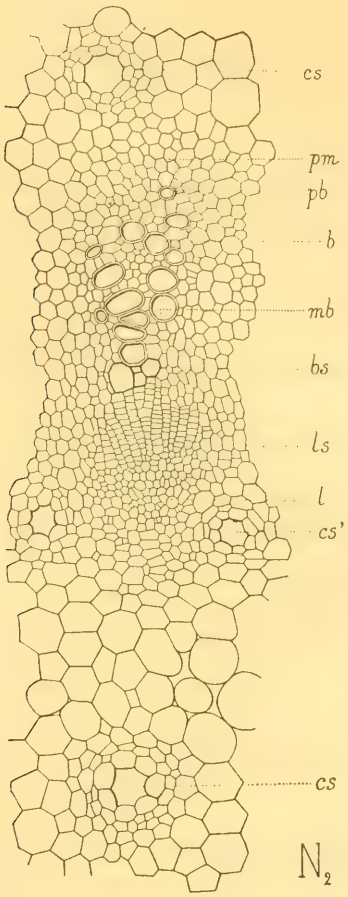


Fig. 261 (N_2). — Partie de la coupe transversale normale représentée par la figure 259 : *pm*, zone périmédullaire ; *pb*, *b*, *mb*, *bs*, bois ; *ls*, *l*, liber ; *cs*, *cs'*, canaux sécréteurs (gr. 150).

Certains faisceaux sont complètement déformés (comme *flb'*) et ne possèdent plus que quelques vaisseaux de bois ; d'autres perdent leur orientation radiale (comme *flb''*).

Enfin, l'hyperplasie du parenchyme médullaire et du parenchyme cortical éloigne les canaux sécréteurs de leurs faisceaux libéro-ligneux correspondants.

La figure 262 (A_2) représente, au même grossissement que la figure précédente, un faisceau libéro-ligneux anormal ayant conservé l'orientation radiale. Le canal sécréteur médullaire *cs* qui lui correspond est écarté de son pôle ligneux *pb* de 550 μ, alors que dans le rameau normal il est cinq fois moins éloigné (100 μ) ; de plus il est arrêté dans son développement et en partie atrophié. La même chose a lieu pour le canal sécréteur cortical *cs'* qui est beaucoup

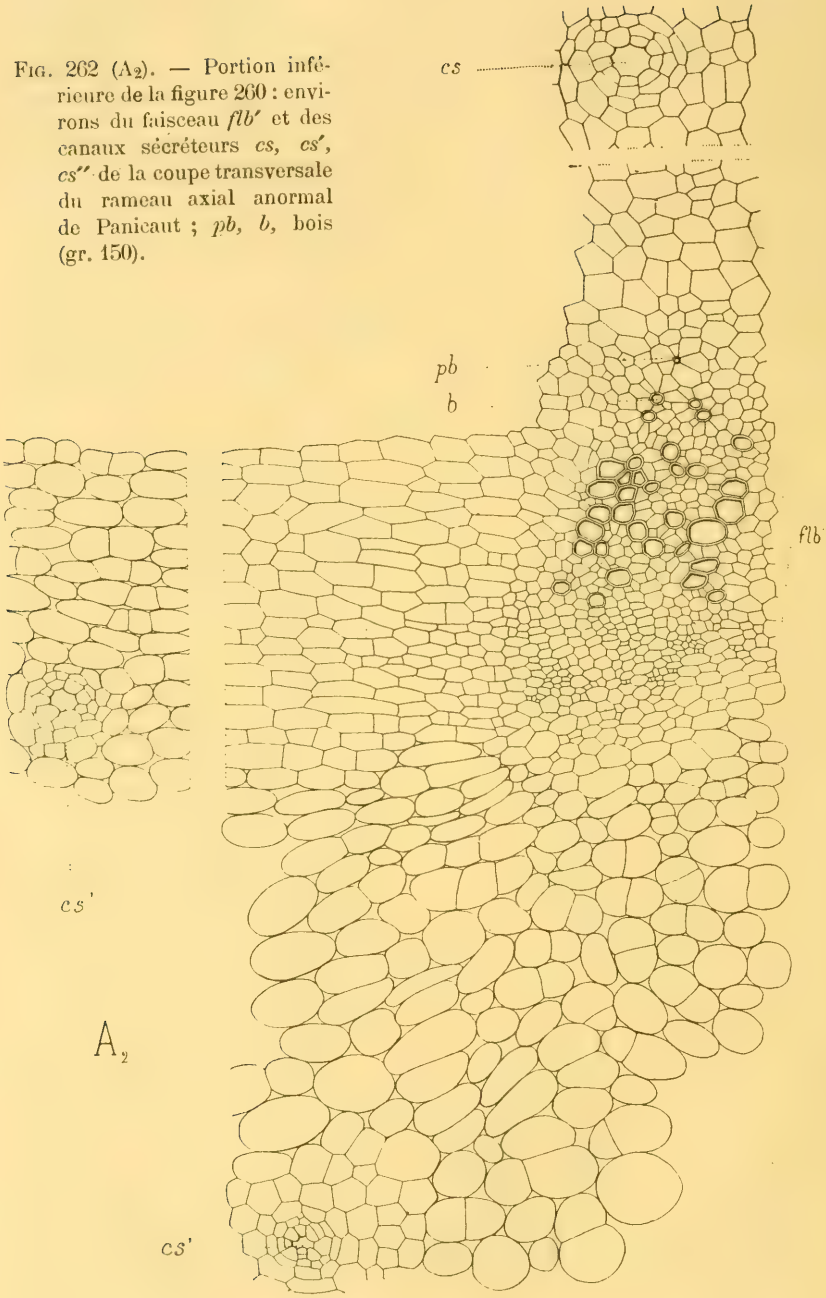


Fig. 262 (A_2). — Portion inférieure de la figure 260 : environs du faisceau *flb'* et des canaux sécréteurs *cs*, *cs'*, *cs''* de la coupe transversale du rameau axial anormal de Panicaut ; *pb*, *b*, bois (gr. 150).

plus éloigné encore du faisceau et profondément altéré aussi : ses cellules sécrétrices se sont cloisonnées et ont obstrué en partie sa lumière.

Ce sont les canaux sécréteurs placés d'ordinaire de chaque côté et très près du liber (*cs''*) qui sont les plus éloignés du faisceau (environ 700 μ). Les cellules qui séparent deux faisceaux voisins s'allongent tangentiellement et prennent un grand nombre de cloisons radiales : elles repoussent ainsi les canaux sécréteurs.

En dehors des canaux sécréteurs corticaux, l'écorce anormale est assez homogène : les cellules collenchymateuses de l'écorce saine sont remplacées par une multitude de petites cellules arrondies ; seules, les cellules épidermiques, qui se sont multipliées aussi très activement, présentent même section transversale et même épaisseur de paroi que les cellules normales.

3° Galle d'un rameau latéral.

C'est le plus souvent à la partie supérieure du rameau latéral, au-dessous du point d'insertion des rayons de l'ombelle, que les larves du *Lasioptera eryngii* produisent un petit renflement fusiforme (A_3, en E, fig. 254). La présence de la cécidie empêche le rameau de s'accroître et il atteint à peine la moitié de sa longueur normale (28 mm. au lieu de 60).

La structure du *rameau latéral normal* (N_3, fig. 263) rappelle celle du rayon médian vu précédemment, mais sa section est plus aplatie, tout en conservant la même largeur, 3 mm.

En coupe transversale (A_3, fig. 264), la *cécidie* est presque arrondie et son diamètre voisin de 5 mm. ; elle présente encore le plan de symétrie de l'organe sain. La moelle *m* est hypertrophiée et contient une grande cavité larvaire *chl*, située un peu latéralement, entourée d'une large bande *cp* d'éléments lignifiés, à grosses ponctuations. Enfin, à côté de quelques faisceaux libéro-ligneux déformés *flb'*, on retrouve, comme dans les cas précédents, la petite galerie *s* que la larve a creusée depuis la base des rayons de l'ombelle jusqu'au niveau de la cavité larvaire (voir L, fig. 265) ; cette galerie est bordée de tissu cicatriciel.

Disons, pour terminer, que la moelle est très altérée au voisinage de la cavité larvaire et que les canaux sécréteurs médullaires ont subi une complète déformation. La figure 266 (C) représente l'un d'eux.

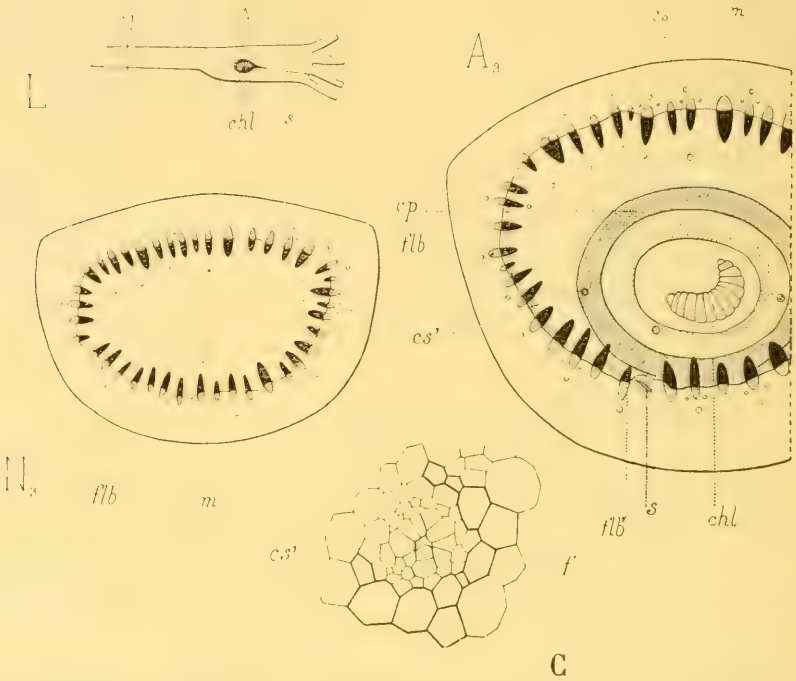


Fig. 263 (N3). — Schéma de la coupe transversale d'un rameau latéral normal de Panicaut (gr. 15).

Fig. 264 (A3). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie (gr. 15).

Fig. 265 (L). — Coupe longitudinale schématique d'un rameau latéral anormal (gr. 1).

Fig. 266 (C). — Canal sécréteur atrophié (gr. 150).

m, moelle ; *flb*, *flb'*, faisceaux vasculaires ; *cs*, *cs'*, canaux sécréteurs ; *cp*, couche protectrice ; *f*, éléments lignifiés ; *chl*, chambre larvaire ; *s*, sillon larvaire.

4° Galle du pétiole.

La feuille de l'*Eryngium campestre* est la partie de la plante le plus souvent déformée et qui porte les galles les plus grosses. Sur le pétiole, les renflements peuvent atteindre la taille d'une noix, c'est-à-dire 30 mm. de diamètre ; ils y sont parfois si nombreux que

son accroissement en longueur n'a pas lieu et que l'ensemble de la

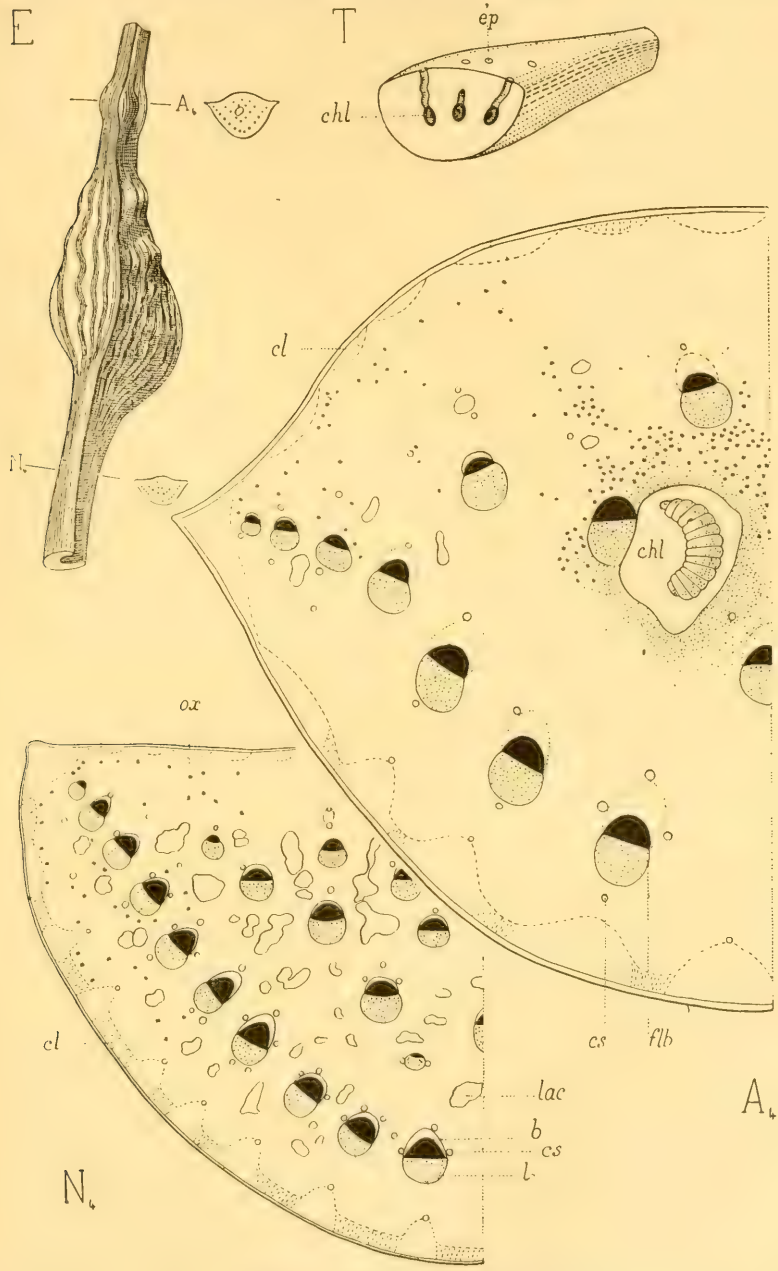


Fig. 267 (E), 268 (T), 269 (N_4), 270 (A_4). — Cécidie pétiolaire du Panicaut.

feuille (pétiole et limbe) atteint seulement sept ou huit centimètres.

La figure 267 (E) représente l'aspect extérieur d'un gros renflement multiloculaire du pétiole : la surface en est bossuée et striée de bandes longitudinales alternativement vert clair et vert foncé. La coupe transversale T (fig. 268) montre les chambres larvaires *chl* contenant chacune une larve orangée qui a creusé, jusqu'à l'épiderme du pétiole *ép*, un canal par lequel sortira l'adulte.

Je ferai l'étude anatomique d'un très petit renflement uniloculaire, tel que celui qui est représenté en A_4, à la partie supérieure du pétiole E (fig. 267), et en comparerai la structure à celle de la région inférieure N_4 restée normale.

Structure du pétiole normal. — La section transversale (N_4, fig. 269) est un demi-cercle à diamètre horizontal ; sa largeur est 7,3 mm. et son épaisseur 5 mm. Les faisceaux libéro-ligneux qu'il contient sont plongés dans un tissu cellulosique très fin, mais très lacuneux. En allant du centre à la périphérie on les trouve de plus en plus volumineux, de plus en plus nombreux et alignés suivant trois rangées ; près du bord, une quatrième rangée prend naissance. Les canaux sécréteurs sont abondants et très réguliers (N_4, fig. 271).

Des amas alternants de cellules à chlorophylle et de cellules collenchymateuses existent autour de la section. Enfin, de nombreuses mâcles d'oxalate de calcium *ox* (fig. 269) sont répandues dans les tissus, entre les faisceaux.

Structure de la galle. — La coupe transversale de la cécidie se distingue de suite de la section normale par sa face supérieure très bombée, par l'accentuation des deux ailes latérales et par ses plus grandes dimensions : 22 mm. sur 12 mm. (A_4, fig. 270).

Les faisceaux libéro-ligneux y sont disposés en rangées irrégulières et fortement hypertrophiées. Leurs gros vaisseaux de bois primaire *b* (en A_4, fig. 272) sont plus nombreux que dans le pétiole normal et plus écartés les uns des autres, mais ils conservent la même taille et la même épaisseur de paroi. C'est pour les vaisseaux très rapprochés des pôles ligneux (aux environs de *pb*) que l'hypertrophie est la plus considérable, car les cellules du parenchyme sont allongées et rayonnent autour d'eux.

Les petites cellules qui entourent les faisceaux, en dehors des pôles ligneux, perdent leur contour polygonal ; elles deviennent irrégulières, à parois sinueuses, se cloisonnent souvent et ne se lignifient plus. La plupart des canaux sécréteurs, tels que *cs*, sont atrophiés et presque obstrués par la multiplication des cellules sécrétrices.

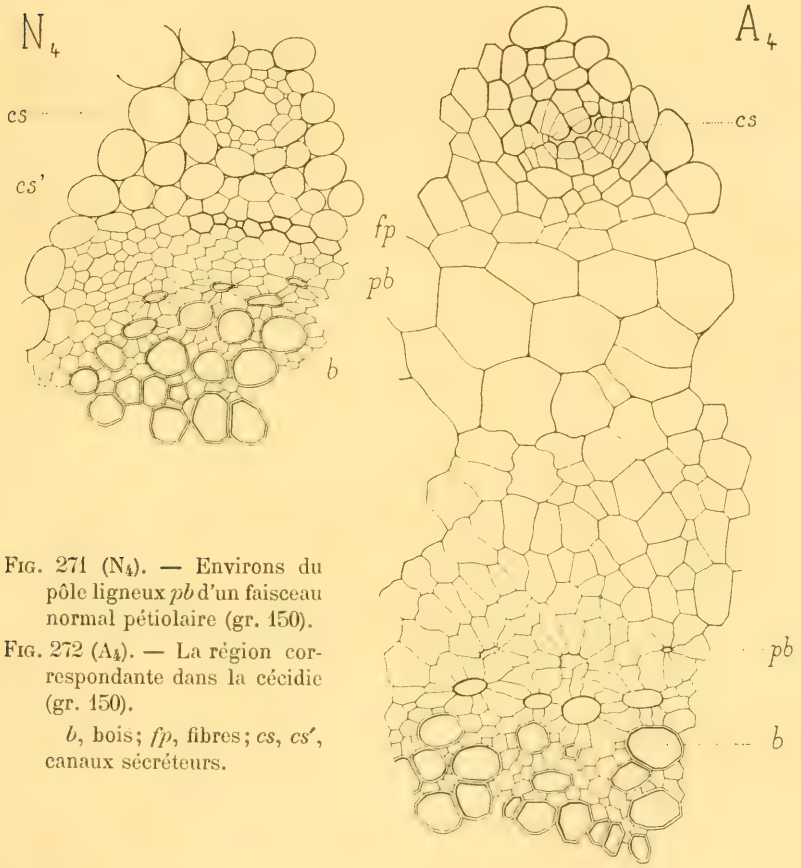


Fig. 271 (N_4). — Environs du pôle ligneux *pb* d'un faisceau normal pétiolaire (gr. 150).

Fig. 272 (A_4). — La région correspondante dans la cécidie (gr. 150).

b, bois ; *fp*, fibres ; *cs*, *cs'*, canaux sécréteurs.

Enfin, autour du pétiole anormal, existent de larges bandes de tissu chlorophyllien peu lacuneux (*cl*, en A_4, fig. 270), ce qui explique l'aspect strié signalé plus haut pour la galle. L'épiderme est composé de cellules à parois minces, serrées les unes contre les autres (A, fig. 274), plus allongées que les cellules normales ; elles ont dû se cloisonner abondamment pour suivre l'hyperplasie

de la partie centrale du pétiole. Les bandes constituées par les files de stomates se sont développées comme les bandes chlorophylliennes : très écartées les unes des autres, elles ont acquis deux ou trois fois la largeur normale et leurs stomates eux-mêmes sont plus dispersés que les stomates ordinaires et de taille un peu supérieure.

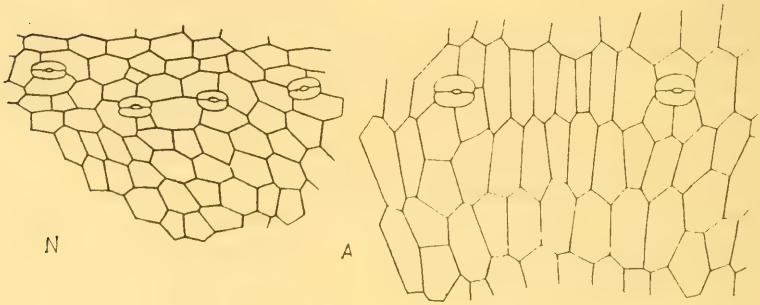


Fig. 273 (N). — Épiderme du pétiole normal de Panicaut (gr. 150).
Fig. 274 (A). — Épiderme de la cécidie pétiolaire de la même plante (gr. 150).

En résumé, sous l'influence du *Lasioptera eryngii*, la tige et les rameaux de l'*Eryngium campestre* présentent les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait surtout sentir sur la moelle, qui s'hyperplasie, et détermine la production d'un renflement latéral ayant un plan de symétrie ; dans les rameaux, le plan de symétrie de la galle accentue celui de l'organe sain ;*

2° *Les faisceaux libéro-ligneux situés au voisinage de la cavité larvaire sont hypertrophiés et écartés les uns des autres ;*

3° *Les canaux sécréteurs les plus rapprochés de la larve sont atrophiés ;*

4° *L'écorce prend part à la déformation.*

Torilis Anthriscus Gmelin.

Cécidie produite par le *Lasioptera carophila* F. Loew.

Les larves rouges de ce Diptère déforment la base des ombelles et des ombellules d'un grand nombre d'Ombellifères appartenant aux genres : *Amni, Bupleurum, Carum, Conium, Daucus, Falcaria, Ferula, Laserpitium, Pastinaca, Peucedanum, Pimpinella, Silaus, Siler, Smyrnium, Torilis* et *Trinia.*

Dans toutes ces plantes, il y a production d'un renflement conique dont la partie la plus large est au point d'insertion des rayons de l'ombelle ou de l'ombellule.

La galle du *Torilis Anthriscus* est assez abondante dans la forêt de Fontainebleau ; c'est elle que j'étudierai.

1° Galle de l'ombelle.

La présence de la cécidie influe grandement sur toute l'ombelle. Son pédoncule est transformé, à la partie supérieure, en une masse conique contenant la cavité larvaire (F, fig. 276) ; au-dessus, les rameaux centraux et les rayons latéraux sont modifiés à distance, raccourcis et épaissis à leur base. Il est donc nécessaire d'étudier les unes après les autres ces différentes parties déformées (pédoncule de l'ombelle, rayons centraux, rayons latéraux) et de les comparer aux organes normaux.

Pédoncule de l'ombelle.

Structure du pédoncule normal. — En section transversale, le pédoncule normal (N, fig. 277) a un diamètre de 0,6 mm. ; sa forme générale est celle d'un pentagone régulier dont les angles possèdent chacun un puissant cordon de collenchyme *co* (en N, fig. 285). Les sillons sont tapissés de cellules chlorophylliennes *cl* et parfois d'une assise de cellules pauvres en chlorophylle. Le cylindre central a un contour sinueux épousant à peu près celui de la tige, et il possède deux sortes de faisceaux libéro-ligneux : un groupe de six gros faisceaux arrondis *flb* (fig. 277) situés dans les ailes de la tige, en face des amas de collenchyme, et un autre groupe de six

faisceaux plus petits *flb'* un peu aplatis, compris entre les précédents et contenant un nombre plus faible de vaisseaux.

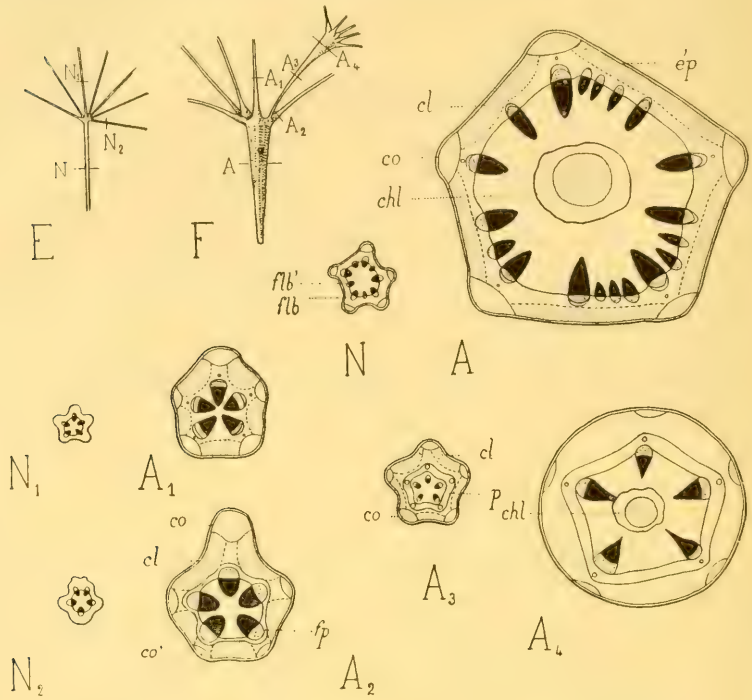


Fig. 275 (E). — Schéma d'une ombelle normale de *Torilis Anthriscus* (gr. 1).

Fig. 276 (F). — Aspect de la cécidie de l'ombelle et d'une cécidie de l'ombellule (gr. 1).

Fig. 277-278 (N-A). — Coupes transversales schématiques du pédoncule normal de l'ombelle et de la cécidie correspondante (gr. 15).

Fig. 279-280 (N_1-A_1). — Coupes transversales schématiques d'un rayon central normal et d'un rayon central hypertrophié (gr. 15).

Fig. 281-282 (N_2-A_2). — Coupes transversales schématiques d'un rayon latéral normal et d'un rayon latéral hypertrophié (gr. 15).

Fig. 283 (A_3). — Coupe transversale schématique d'un rayon latéral, pratiquée au-dessous de la cavité larvaire de la cécidie de l'ombellule (gr. 15).

Fig. 284 (A_4). — Coupe transversale schématique de la cécidie de l'ombellule, passant par le milieu de la chambre larvaire (gr. 15).

flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *p*, *fp*, péricycle ; *cl*, tissu chlorophyllien ; *co*, *co'*, collenchyme ; *ép*, épiderme ; *chl*, chambre larvaire.

Les canaux sécréteurs situés en face des gros faisceaux, entre les fibres péricycliques et le collenchyme, ont un diamètre de 30 à 35μ.

Structure du pédoncule anormal.— La cécidie conique a 16 mm. de longueur environ et 3 mm. de diamètre. Une coupe pratiquée vers sa partie supérieure, un peu au-dessous de l'insertion des rayons de l'ombelle, possède la même symétrie axiale que le pédoncule normal (A, fig. 278).

Au centre, la grande cavité larvaire *chl* est bordée par places de quelques cellules médullaires ; la larve a dévoré ailleurs la zone périmédullaire et souvent même a atteint la partie ligneuse des faisceaux libéro-ligneux. Ceux-ci sont en nombre beaucoup plus grand que dans le pédoncule normal, car l'anneau vasculaire s'est complété par l'adjonction de petits faisceaux entre les douze faisceaux de la tige normale.

Les gros faisceaux libéro-ligneux situés en face des ailes sont très allongés radialement et leurs premiers vaisseaux de bois primaire, avoisinant les pôles ligneux *pb* (en A, fig. 286), sont écartés des autres vaisseaux primaires *b* par l'allongement radial des cellules du parenchyme *pr*. Les formations secondaires sont très développées.

Vers l'extérieur, le liber primaire *l* d'un gros faisceau est en contact avec un arc de puissantes fibres péricycliques *fp*, entouré lui-même par de grandes cellules *p* à parois plus minces, mais lignifiées. Ces dernières cellules sont allongées radialement et munies d'une ou deux cloisons tangentielles. Plus en dehors, se trouve le canal sécréteur *cs* qui a acquis un diamètre de 40 à 50 μ ; il est séparé du collenchyme *co* par des cellules corticales *éc*, à parois très épaisses, allongées en direction radiale et cloisonnées aussi. Le collenchyme a ses cellules fortement épaissies aux angles et présente même parfois quelques cellules lignifiées. Enfin, l'épiderme *ép* est aplati et ses cellules sont deux ou trois fois plus larges que les cellules normales.

Près des petits faisceaux libéro-ligneux des sillons, les cellules corticales sont hypertrophiées et lignifiées ; le tissu chlorophyllien *cl* comprend au moins trois rangées de cellules allongées, serrées les unes contre les autres, capables de se cloisonner transversalement et riches en chloroleucites.

L'influence du parasite sur l'axe de l'ombelle se traduit donc surtout par l'allongement radial des cellules péricycliques et corticales et, dans les faisceaux, par la production de bois secon-

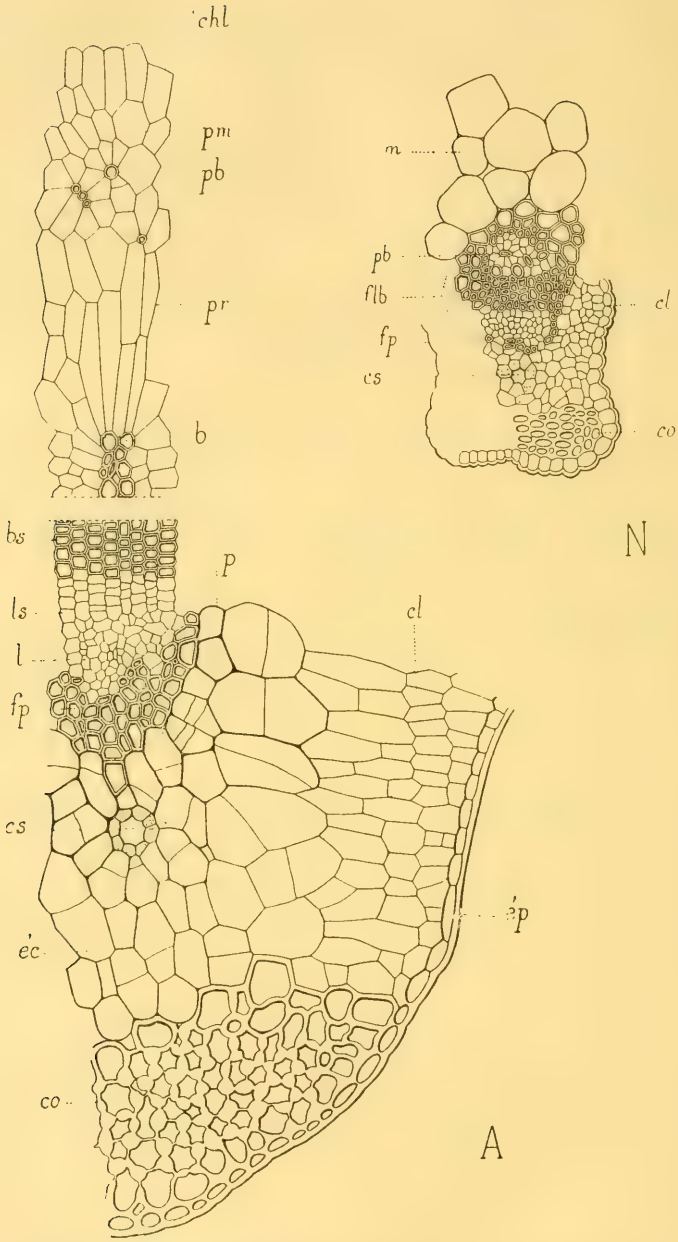


Fig. 285 (N). — Partie de la coupe transversale représentée par la fig. 277 (gr. 150).
Fig. 286 (A). — Région correspondante de la cécidie (gr. 150).

daire abondant. Comme l'action cécidogène se fait sentir avec la même intensité dans toutes les directions, la symétrie axiale de l'organe est conservée.

Rayon central de l'ombelle.

Au lieu des deux rameaux centraux que possède en général une ombelle saine, on n'en trouve le plus souvent sur une ombelle parasitée qu'un seul, placé juste dans le prolongement du pédoncule (voir A_1, en F, fig. 276). Ce rayon anormal est très raccourci (6 mm. au lieu de 12 mm.), mais il est fortement élargi à la base.

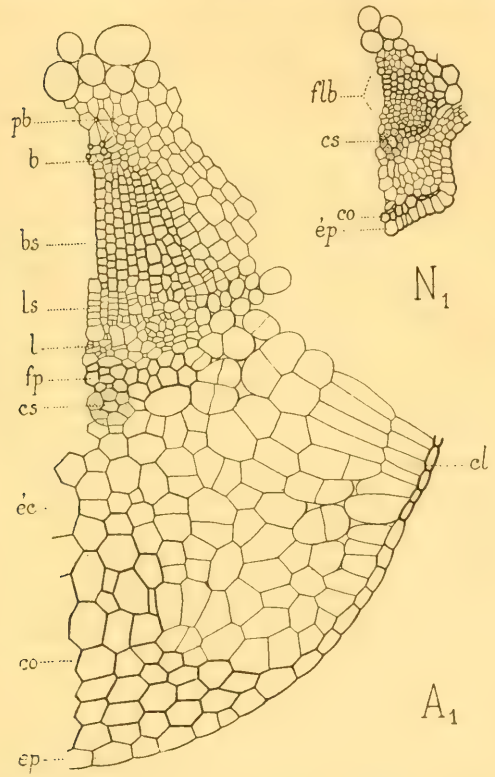


FIG. 287 (N_1). — Partie de la coupe transversale d'un rayon central normal de l'ombelle de *Torilis Anthriscus* (gr. 150).

FIG. 288 (A_1). — Région correspondante de la cécidie du rayon anormal (gr. 150).

flb, faisceau libéro-ligneux ; *pb*, *b*, *bs*, bois ; *l*, *ls*, liber ; *fp*, fibres péricycliques ; *cs*, canal sécréteur ; *éc*, écorce ; *co*, collenchyme ; *ép*. épiderme.

Diverses sections transversales pratiquées dans deux rayons, l'un normal et l'autre anormal, un peu au-dessus du plan d'insertion des rayons de l'ombelle, c'est-à-dire au niveau des lignes N_1 (fig. 275) et A_1 (fig. 276), montrent que l'axe de symétrie de l'organe sain est conservé (Comparer les figures d'ensemble 279 et 280).

La coupe anormale (A_1) possède un diamètre trois fois supérieur

au diamètre normal (1 mm. au lieu de 0,3), mais un contour beaucoup moins sinueux, car les ailes ne font presque plus saillie.

Dans l'aile normale, le collenchyme *co* (en N_1, fig. 287) est réduit à une ou deux assises de petites cellules aplaties, de 8 à 10 μ à peine de diamètre, et les cellules corticales qui leur font suite sont très sinueuses. Tout à fait différente est la structure de l'aile dans le rayon hyperplasié (A_1, fig. 288) : les cellules de l'épiderme *ép* sont excessivement élargies (30 μ au lieu de 7 μ) ; toutes les autres cellules jusqu'au canal sécréteur *cs* sont allongées radialement et cloisonnées ; leur taille atteint 30 à 40 μ et leur contour est devenu polyédrique par pression.

Il en est de même pour les cellules à chlorophylle, qui dans le rayon normal sont petites et serrées, n'atteignant même pas la taille des autres cellules corticales (6 à 8 μ) ; dans la cécidie, elles sont très allongées (70 μ parfois) et pressées les unes contre les autres. En face de ces cellules à chlorophylle *cl*, l'épiderme comprend de toutes petites cellules lignifiées ayant gardé leur taille primitive.

Le cylindre central est lui-aussi fortement hypertrophié : il contient cinq gros faisceaux libéro-ligneux allongés radialement et dont la taille est de 270 μ (au lieu de 95 μ pour les faisceaux normaux). Les vaisseaux primaires *b* de ces faisceaux sont très écartés les uns des autres et leurs formations secondaires bien développées (10 à 15 vaisseaux ligneux *bs* par file).

En dehors de chaque faisceau, les fibres péricycliques *fp* sont quatre ou cinq fois plus grandes que les fibres normales et le canal sécréteur *cs* a une taille au moins double.

Rayon latéral de l'ombelle.

La présence de la galle du pédoncule de l'ombelle se fait aussi sentir sur presque tous les rayons périphériques : ils sont très renflés à leur base (A_2, en F, fig. 276) et plus courts que les rayons normaux (12 mm. au lieu de 16).

On sait que les rameaux périphériques normaux de l'ombelle n'ont pas une structure radiaire comme les rayons médians, mais possèdent une face ventrale tournée vers le haut et une autre face qui est dorsale. Cette dorsiventralité se traduit par un aspect bien différent pour les deux faces (N_2, fig. 281) : la face ventrale possède trois côtes très saillantes, très rapprochées, disposées

presque radialement et ayant à peu près la structure vue plus haut ; la face dorsale regarde le sol et est bombée.

Une section correspondante pratiquée à la base d'un rameau latéral, dans sa partie renflée (A_2, fig. 282), présente une dorsiventralité encore plus accentuée. Le diamètre de la coupe est devenu 1,4 mm. au lieu de 0,4 mm. ; les côtes ventrales sont excessivement hyperplasiées et présentent deux ou trois assises de grandes cellules de collenchyme *co*, au lieu des une ou deux assises de toutes petites cellules qui existent dans le rayon normal ; enfin, les amas collenchymateux *co'* de la face dorsale sont très peu développés. Dans les sillons, les cellules à chlorophylle *cl* se sont allongées et ont constitué de grands amas concaves.

Tout le cylindre central s'est de même beaucoup agrandi ; les faisceaux libéro-ligneux possèdent de nombreux tissus secondaires et les fibres péricycliques *fp* ont pris un grand développement.

En somme, le raccourcissement des rayons latéraux de l'ombelle se traduit par une notable hypertrophie de leur base avec accentuation de leur dorsiventralité.

2° Galle de l'ombellule.

La cécidie de l'ombellule est identique à celle de l'ombelle (F, fig. 276), mais elle est toujours de dimensions moindres (2,5 mm. de large sur 5 mm. de long). Elle agit avec intensité sur le rayon latéral qu'elle déforme, en arrête l'allongement, et l'oblige par suite à s'épaissir.

C'est ainsi que la section transversale faite au milieu du rameau raccourci a 0,8 mm. de diamètre au lieu de 0,4 mm. qu'elle possède dans le rayon latéral normal (Comparer les figures d'ensemble A_3 et N_2).

Cet accroissement en diamètre résulte surtout de la grande taille que prend l'écorce, dont le collenchyme *co* (en A_3, fig. 283) et les cellules chlorophylliennes *cl* se développent beaucoup ; de plus, les grandes cellules *p* adossées aux fibres péricycliques s'allongent radialement, prennent trois à cinq cloisons transversales et se lignifient ; elles forment ainsi un anneau résistant autour du cylindre central.

Il faut encore remarquer que l'accroissement en épaisseur du rayon latéral raccourci se fait beaucoup moins sentir sur la face

dorsale ; la dorsiventralité tend donc à disparaître et à être remplacée par une symétrie axiale.

Cette modification s'accentue au fur et à mesure qu'on se rapproche de la galle. La figure 284 (A_4) représente une coupe passant par le milieu de la cavité larvaire *chl* : le contour de la section y est devenu circulaire.

En résumé, sous l'influence du *Lasioptera carophila*, l'ombelle et l'ombellule du *Torilis Anthriscus* présentent les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se faisant sentir sur l'axe de l'ombelle, avec une égale intensité dans toutes les directions, y détermine l'apparition d'un renflement conique ayant un axe de symétrie ;*

2° *L'accroissement en épaisseur est dû surtout à l'allongement radial des éléments péricycliques et corticaux et au fonctionnement actif de l'assise libéro-ligneuse ;*

3° *Les rayons médians et latéraux sont raccourcis et épaissis à la base ; la symétrie axiale des rayons médians est conservée ; la dorsiventralité des rayons latéraux est accentuée ;*

4° *La cécidie de l'ombellule possède les caractères de celle de l'ombelle ; la dorsiventralité du rayon latéral parasité fait place à une symétrie axiale.*

Sedum Telephium L.

Cécidie produite par le *Nanophyes telephii* Bedel.

Les larves de ce Coléoptère provoquent sur les tiges et les inflorescences du Sédum Reprise des renflements fusiformes allongés (E, fig. 289), charnus, ayant le plus souvent 15 à 20 mm. de long et 5 mm. de diamètre. Latéralement, à peu près au milieu de la partie ovoïde, se voit la piqûre faite par le *Nanophyes* pour introduire l'œuf dans la plante. La cavité larvaire est arrondie (L, fig. 291) et située dans la moelle ; c'est là que le parasite accomplit sa dernière métamorphose.

Sur la tige, plusieurs cécidies peuvent confluer et produire de

gros renflements irréguliers couverts de feuilles (F, fig. 290), dont le diamètre atteint alors 12 à 15 mm.

Mes échantillons ont été recueillis, en juillet 1902, aux environs de Brout-Vernet, dans l'Allier.

Épiderme et écorce.

L'examen des sections transversales pratiquées dans une tige saine et dans une galle, selon les niveaux N et A indiqués par des lignes horizontales sur la figure 291 (L), montre immédiatement que l'écorce est fort peu altérée dans la cécidie et que tout l'intérêt réside dans le cylindre central. Comparons donc en quelques mots les épidermes et les écorces des tiges saine et parasitée.

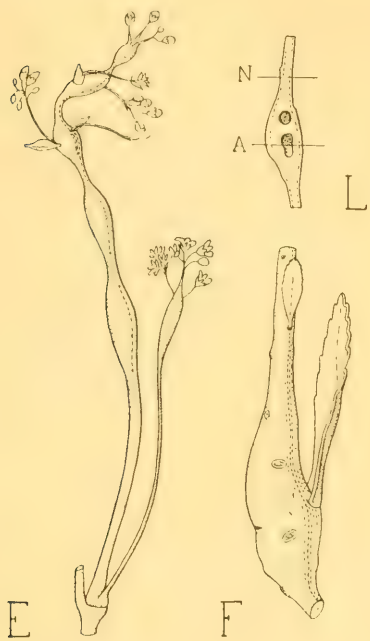


Fig. 289 (E). — Aspect extérieur de la cécidie caulinaire du Sédum (gr. 1).

Fig. 290 (F). — Aspect extérieur d'une grosse galle pluriloculaire (gr. 1).

Fig. 291 (L). — Coupe longitudinale d'une cécidie (gr. 1).

L'épiderme normal (en N, fig. 295) est formé de grandes cellules allongées suivant l'axe de la tige et pouvant atteindre 220 μ; de place en place, elles présentent de petits stomates. En section, elles sont isodiamétriques (50 μ environ) et leur paroi externe est fort épaisse et cellulosique.

Les cellules de l'épiderme hyperplasié se sont multipliées dans tous les sens pour suivre l'accroissement en volume du cylindre central : elles sont polyédriques (en A, fig. 296), avec 80 à 100 μ de diamètre ; leurs parois sont épaisses, munies de larges ponctuations ou d'épaississements en forme de réseau irrégulier. Les stomates ont disparu.

Les assises externes de l'écorce normale sont collenchymateuses ;

elles contiennent quelques cellules à tanin *ct* (en N, fig. 292) espacées régulièrement. On retrouve ces cellules à tanin dans la galle, mais elles y sont beaucoup plus grandes, plus nombreuses même, variables de taille et distribuées çà et là à la périphérie de l'écorce.

Pour tout le reste, les deux écorces normale et anormale diffèrent peu.

Cylindre central.

Bien différent d'aspect est le cylindre central selon qu'on le considère dans la tige saine ou dans la tige hypertrophiée.

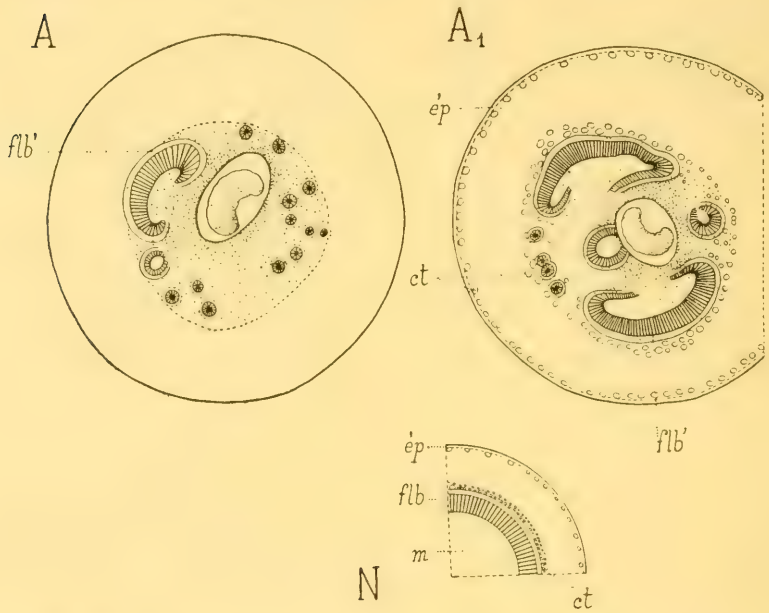


Fig. 292 (N). — Schéma d'une portion de la coupe transversale de la tige saine de Sédum (gr. 15).

Fig. 293 (A). — Coupe transversale schématique d'une tige parasitée dans laquelle l'anneau vasculaire a été fortement dissocié (gr. 15).

Fig. 294 (A_1). — Schéma de la section transversale d'une autre tige parasitée dans laquelle l'anneau libéro-ligneux a été peu dissocié (gr. 15).

m, moelle ; *flb*, *flb'*, anneau vasculaire ; *ép*, épiderme ; *ct*, cellule à tanin.

La tige normale possède un anneau régulier et continu de formations secondaires *flb* ayant partout la même épaisseur. Il y a

18 à 20 cellules de bois secondaire *bs* (N, fig. 298) ; le liber secondaire *ls* est peu développé ; les éléments du liber primaire *l* sont aplatis et en contact avec les cellules péricycliques *p* dont la plupart contiennent du tanin *ct*. Vers l'intérieur, la zone périmédullaire *pm* comporte un grand nombre de petites cellules polygonales ou arrondies et la moelle *m* est formée de cellules ayant 60 μ de diamètre en moyenne.

L'aspect du cylindre central de la cécidie est complètement différent. Si on suit l'anneau vasculaire, depuis la région de raccord de la cécidie avec la tige jusque vers le milieu du renflement, on le voit se scinder en deux gros arcs libéro-ligneux qui, eux-mêmes, se brisent en plusieurs autres. Au niveau de la cavité larvaire, la dissociation peut être complète pour la plus grande partie de l'anneau et fournir un gros arc vasculaire et 12 à 15 petits amas libéro-ligneux rangés en cercle.

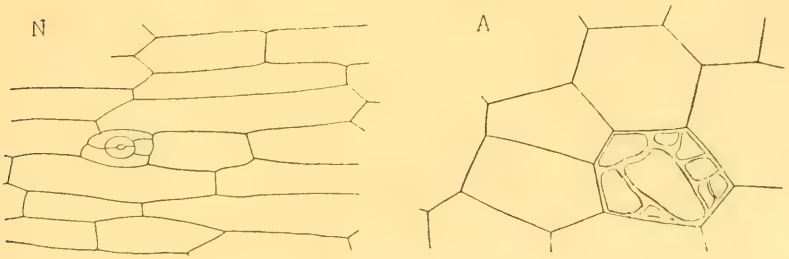


Fig. 295 (N). — Épiderme de la tige normale de Sédum (gr. 150).
Fig. 296 (A). — Épiderme de la cécidie caulinaire de la même plante (gr. 150).

La figure 293 (A) donne la vue d'ensemble d'une déformation presque complète de l'anneau vasculaire : un seul petit arc libéro-ligneux *flb'* a résisté à l'action cécidogène du parasite. De même la figure 294 (A_1) représente un cylindre central de tige déformée dans lequel l'anneau vasculaire, brisé en deux points diamétralement opposés, s'est scindé en deux gros arcs libéro-ligneux, incurvés en croissant, comprenant entre eux d'autres amas vasculaires plus petits et arrondis.

Nous sommes donc amené à chercher comment se sont produits ces gros amas libéro-ligneux en forme de croissant et ces petits amas

arrondis. Pour cela voyons d'abord comment la tige s'est modifiée quand l'influence parasitaire de la jeune larve a commencé à se faire sentir.

Pratiquons des coupes transversales dans la région médiane d'une toute jeune galle fusiforme, n'ayant encore que 2 mm. de diamètre. On trouve alors la petite larve *z* (en M, fig. 297) située latéralement dans la moelle, au centre d'une cavité qui n'a encore que 20 à 30 μ de diamètre ; les cellules *c'* qui l'entourent sont allongées dans une direction radiale par rapport à cette cavité et possèdent quelques cloisons tangentielles. Peu à peu la multiplication des cellules médullaires s'accentue autour de la petite cavité larvaire et finit par gagner toute la moelle. En même temps, pour les cellules les plus proches du parasite, un cloisonnement rapide s'effectue dans tous les sens, à l'intérieur de la membrane cellulosique primitive fortement épaissie que l'on distingue toujours très bien (en M_1, fig. 303) ; on peut compter, peu après, dans quelques-unes de ces cellules-mères, jusqu'à une centaine de petites cellules.

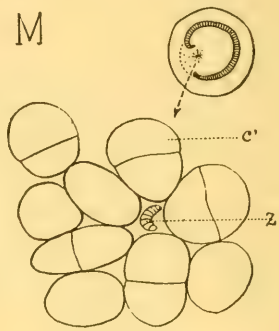


Fig. 297 (M). — Début du cloisonnement des cellules médullaires *c'* autour de la larve *z* (gr. 150).

Le tissu médullaire ainsi cloisonné entoure la cavité larvaire et sert de nourriture à la larve, car ses cellules possèdent un protoplasme gorgé de petits grains d'amidon et un gros noyau hypertrophié.

L'activité cellulaire qui se manifeste dans la moelle centrale se propage aussi dans les rayons médullaires de l'anneau libéro-ligneux, en amène l'hypertrophie et enfin la dissociation, comme nous l'avons indiqué plus haut.

Si cette hypertrophie se manifeste pour deux rayons médullaires éloignés, qui comprennent entre eux un certain nombre de pôles ligneux, il en résulte l'isolement d'un gros arc vasculaire. La partie médiane de cet arc est la plus épaisse, car l'assise génératrice interne y fonctionne presque normalement : elle donne naissance,

par exemple, à une dizaine de vaisseaux de bois secondaire. Au fur et à mesure qu'on s'approche de l'une des extrémités de ce gros arc vasculaire, le bois primaire *b* (en F_1, fig. 299) des faisceaux libéro-ligneux devient plus irrégulier, les cellules du métaxylème *mb* sont déformées et aplaties radialement. A l'extrémité, l'assise génératrice *agi* prend une direction perpendiculaire, devient radiale, s'établit dans le large rayon médullaire hypertrophié *rm* et se dirige vers le centre ; puis elle continue à tourner, redevient tangentielle, et fonctionne très activement dans la zone périmédullaire *pm* ainsi que dans les premières cellules de la moelle *m*. La boucle qu'elle produit à chaque extrémité du grand arc vasculaire est composée de liber et de bois secondaires ; les cellules de ce dernier tissu se lignifient peu à peu.

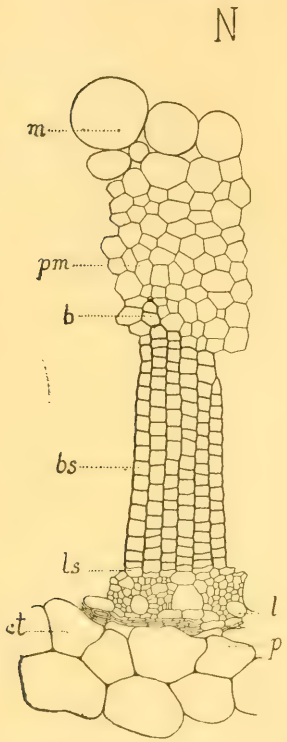


Fig. 298 (N). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 202 : *m*, moelle, *pm*, zone périmédullaire ; *b*, *bs*, bois ; *l*, *ls*, liber ; *p*, péricycle ; *ct*, cellule à tanin (gr. 150).

Les grands arcs vasculaires prennent ainsi la forme d'un croissant, mais ne se ferment jamais complètement parce que leurs deux extrémités sont trop éloignées et que la lignification des cellules médullaires qui les séparent ne permet plus à l'assise génératrice de s'y établir. Il n'en est plus de même si l'arc vasculaire comporte seulement quelques pôles ligneux : les deux branches du croissant se rencontrent très vite par suite du fonctionnement actif de l'assise génératrice interne à ses deux extrémités. Un tel faisceau fermé a été dessiné en F_2 (fig. 300) ; la portion libéro-ligneuse appartenant à l'anneau vasculaire primitif de la tige est à gauche ; on y voit de nombreuses cellules libériennes, groupées autour des pôles ; l'extrémité inférieure de l'assise génératrice a fonctionné

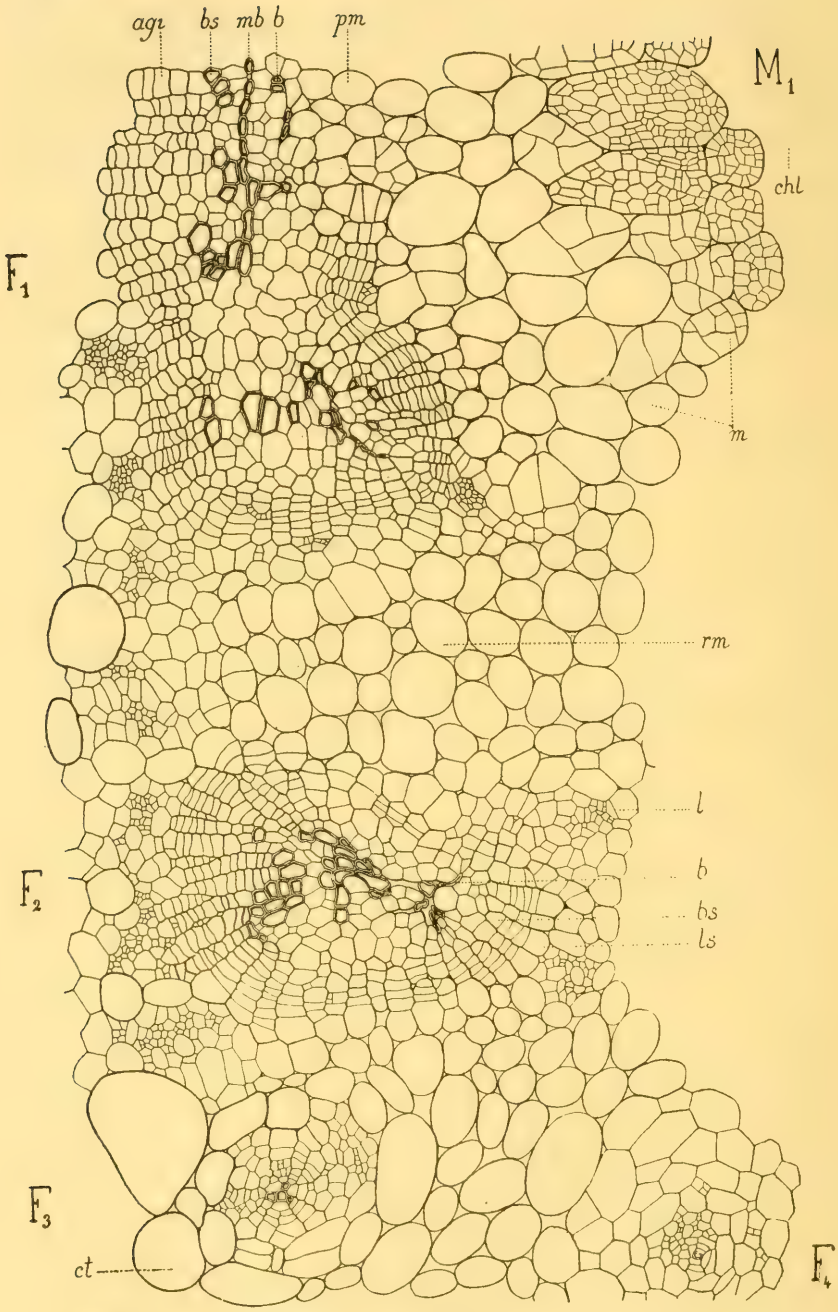


FIG. 299 (F_1), 300 (F_2), 301 (F_3), 302 (F_4), 303 (M_1). — Partie gauche de la coupe transversale de la cécidie du Sédum, représentée par la figure 294 (gr. 150).

avec beaucoup plus d'activité que l'autre et produit du tissu secondaire *bs*, *ls* qui a enveloppé les vaisseaux déformés, aplatis ou à demi résorbés, du bois primaire *b*.

Enfin, le plus souvent, l'hypertrophie isole de toutes petites portions de l'anneau vasculaire, réduites parfois à un seul faisceau libéro-ligneux élémentaire, comme celles qui ont été représentées en F_3 et F_4 dans les figures 301 et 302. On y voit alors l'assise génératrice fonctionner activement à droite et à gauche de chaque petit faisceau isolé et constituer un amas à peu près concentrique de tissus secondaires. Les petits faisceaux ainsi formés sont entourés de cellules *ct* plus grandes que les autres et qui sont en relation avec les cellules péricycliques délimitant le cylindre central de l'écorce ; ces cellules contiennent du tanin.

Dans la galle âgée, il se produit, après la sortie de l'adulte, une couche de liège cicatriciel autour de la cavité larvaire.

En résumé, sous l'influence du *Nanophyes telephii*, la tige du *Sedum Telephium* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait d'abord sentir sur la moelle qui s'hypertrophie dans toutes les directions et produit un renflement fusiforme ayant un axe de symétrie ;*

2° *L'augmentation du volume de la moelle entraîne la dissociation de l'anneau libéro-ligneux en fragments de tailles variées que le fonctionnement des assises génératrices internes tend à transformer en faisceaux cylindriques ;*

3° *Les cellules de la moelle se cloisonnent avec activité et leur contour primitif reste distinct ;*

4° *Les cellules à tanin sont plus nombreuses.*

Atriplex Halimus L.

Cécidie produite par le *Coleophora Stefanii* Joannis.

La chenille de ce Lépidoptère, pénétrant dans la moelle des jeunes rameaux, y produit des renflements de 30 mm. de long sur 8 à

10 mm. de diamètre (E, fig. 304) ; la cavité larvaire est allongée et spacieuse ; les parois sont épaisses (L, fig. 305).

Mes échantillons proviennent de Saint-Denis-du-Sig (Algérie) où la cécidie est commune.

Structure de la tige normale. — La section transversale de la tige jeune est circulaire (N, fig. 306) et possède 1,4 mm. de diamètre. L'épiderme *ép* (N, fig. 313) est formé de cellules isodiamétriques, à parois épaisses et cellulosiques, portant de place en place de longs poils renflés. Sous cet épiderme, l'écorce débute par une ou plusieurs assises de collenchyme *co* pour se continuer par des cellules irrégulières de forme, riches en mâcles d'oxalate de calcium *ox*.

Autour du cylindre central, le péricycle est formé par une couche presque continue de deux ou trois assises de grosses fibres à parois épaisses *fp* et par des cellules allongées radialement *p*, lignifiées en partie, cloisonnées plusieurs fois dans leur région interne. Plus au centre se trouve un anneau continu de formations secondaires : l'assise génératrice surnuméraire *agp*, née ici dans le péricycle, comme chez la plupart des Chénopodiacées, a produit un cercle de faisceaux libéro-ligneux secondaires *flb'* (composés de bois secondaire péricyclique *bsp* et de liber secondaire péricyclique *lsp*), séparés par du parenchyme ligneux *bsp'* également secondaire qui s'épaissit et les englobe.

Au centre, sont les faisceaux libéro-ligneux primaires chez lesquels l'assise génératrice normale fonctionne peu de temps.

Structure d'une galle jeune. — Sa section n'a que 3 mm. de diamètre (A, fig. 307) ; l'épaisseur de la paroi est de 0, 5 mm. seulement, car la larve s'est creusé une grande cavité *chl* aux dépens de la moelle et des premiers cercles de faisceaux libéro-ligneux.

L'épiderme de la cécidie *ép* est couvert de longs poils serrés les uns contre les autres et beaucoup plus abondants que sur la tige saine. Vues de face (en A, fig. 312), les cellules épidermiques sont irrégulières, presque isodiamétriques et non allongées comme les cellules normales ; leurs stomates sont nombreux et bien développés.

Il y a peu de chose à signaler pour les cellules corticales, sinon

que leur taille est un peu plus grande et leurs parois plus épaisses. Les mâcles y sont abondantes.

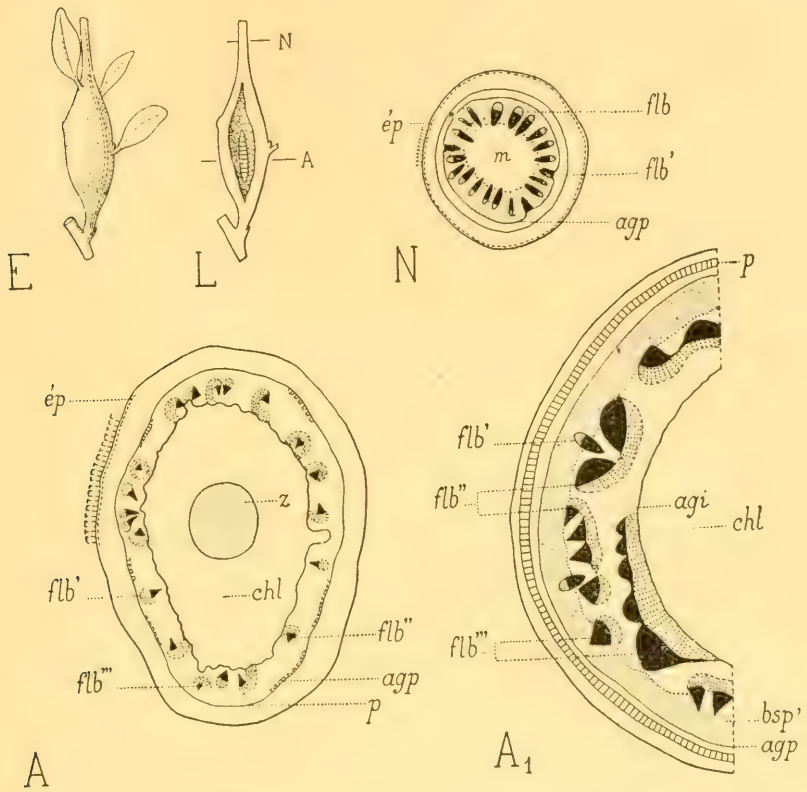


Fig. 304 (E). — Aspect extérieur de la lépidoptérocécidie de la tige de l'*Atriplex Halimus* (gr. 1).

Fig. 305 (L). — Coupe longitudinale de la même cécidie (gr. 1).

Fig. 306 (N). — Coupe transversale schématique de la tige normale (gr. 15).

Fig. 307 (A). — Coupe correspondante de la cécidie jeune (gr. 15).

Fig. 308 (A_1). — Coupe transversale schématique d'une cécidie âgée (gr. 15).

m, moelle ; *flb*, *flb'*, *flb''*, *flb'''*, faisceaux libéro-ligneux normaux et désorientés ; *agi*, assise génératrice interne ; *agp*, *bsp'*, formations secondaires péricycliques ; *p*, péricycle ; *ép*, épiderme ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, larve.

On distingue nettement autour du cylindre central la zone péricyclique *p* (en A, fig. 307) dont les cellules sont irrégulières et lignifiées. En dedans de ces cellules, l'assise génératrice péricy-

clique n'a encore fonctionné que de place en place (en *agp*, par exemple) et pris des cloisons sinueuses ; c'est surtout entre les faisceaux libéro-ligneux qu'elle agit le plus activement.

Les faisceaux libéro-ligneux n'offrent plus que rarement (*flb'*, par exemple) l'orientation radiale qu'ils possédaient dans la tige normale ; la plupart ont pris une disposition tangentielle (exemple *flb''*) ; quelques-uns même sont renversés et possèdent leur liber en dedans du bois (comme *flb'''*). Beaucoup de ces faisceaux ont leurs files ligneuses espacées. Enfin, ils sont eux-mêmes

Fig. 309 (F), 310 (F_1). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 307, représentant deux faisceaux libéro-ligneux désorientés : *agi*, *bs*, *ls*, formations secondaires à l'intérieur du faisceau ; *agi'*, *bs'*, *ls'*, formations secondaires en dehors du faisceau, vers la cavité larvaire *chl* ; *agp*, assise génératrice péricyclique ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme (gr. 150).

très éloignés les uns des autres et séparés par un tissu cellulosique formé de petites cellules disposées en files radiales, aboutissant à la cavité larvaire.

Les figures 309 et 310 représentent deux faisceaux libéro-ligneux voisins, déjà fortemement modifiés.

Celui de gauche (F) ne comprend que trois vaisseaux de bois à parois épaisses et lignifiées. En face de ces vaisseaux, l'assise génératrice *agi* produit des files tangentielles de bois secondaire *bs* non encore lignifié et de liber secondaire *ls*. Puis cette assise fonctionne du côté de la cavité larvaire (en *agi'*) d'une façon plus irrégulière : elle y produit encore des tissus secondaires *bs'* et *ls'*, mais elle provoque en outre le cloisonnement des longues cellules radiales bordant la cavité larvaire et les transforme en une quantité énorme de petites cellules, riches en protoplasme, qui servent à la nourriture de la larve.

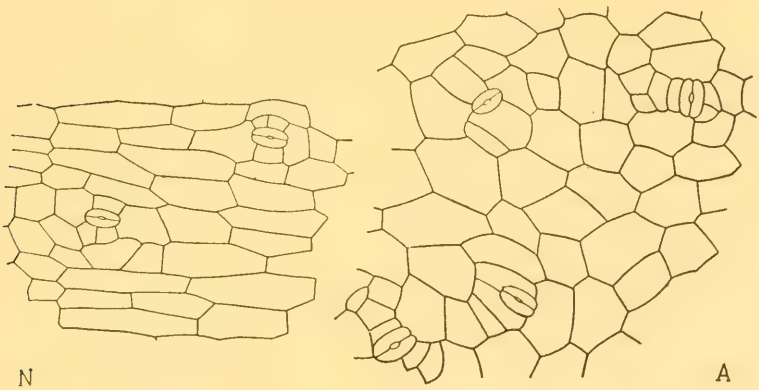


Fig. 311 (N). — Épiderme de la tige normale de l'*Atriplex Halimus* (gr. 150).
Fig. 312 (A). — Épiderme de la cécidie de la même plante (gr. 150).

Le faisceau représenté en F_1 a été, au contraire, peu dévié de sa direction normale. Ses vaisseaux ligneux sont écartés les uns des autres. Son assise génératrice interne fonctionne activement sur la gauche du faisceau et produit du bois secondaire non lignifié et de petits amas libériens ; elle contourne ensuite le faisceau (en *agi'*) et l'enferme presque en entier.

Structure d'une galle âgée. — Ce sont des phénomènes identiques, mais plus exagérés encore, que l'on rencontre dans la galle plus âgée, lorsque le parasite est sur le point d'éclore. La cécidie a une paroi de plus d'un millimètre d'épaisseur (A_1, fig. 308). Cette grande épaisseur tient d'abord à la taille des fibres péricycliques et

des cellules péricycliques lignifiées *p*. Elle tient ensuite à ce que,

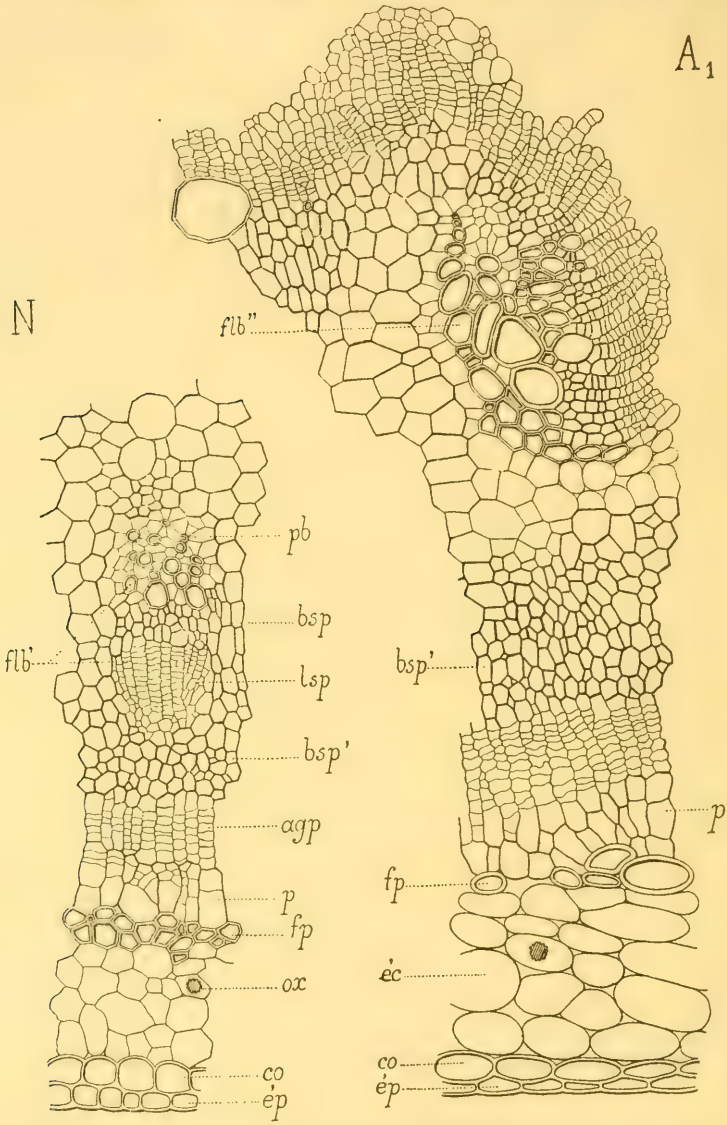


Fig. 313 (N).— Partie de la coupe transversale représentée par la fig. 306 (gr. 150).
Fig. 314 (A1). — Portion correspondante de la coupe transversale d'une cécidie âgée (gr. 150).

flb', *flb"*, faisceaux libéro-ligneux normal et désorienté ; *pb*, pôle ligneux ; *bsp*, *lsp*, *bsp'*, *agp*, formations secondaires péricycliques ; *p*, *fp*, péricycle ; *éc*, écorce ; *co*, collenchyme ; *ép*, épiderme ; *ox*, mâcle.

autour des faisceaux *flb'*, *flb''*, *flb'''*, l'assise génératrice surnuméraire péricyclique *agp* a régulièrement fonctionné, comme dans la tige normale, et produit un abondant parenchyme ligneux *bsp'*. En dedans de cette assise génératrice, les petits faisceaux libéro-ligneux de formation récente, tels que *flb'*, sont normalement orientés. Presque tous les autres faisceaux plus internes *flb''*, *flb'''* sont orientés d'une façon anormale comme ceux que nous avons vus dans la galle jeune. Mais il faut bien remarquer que les faisceaux de la galle jeune, représentés dans la figure 313 (N), sont internes par rapport à ceux de la cécidie âgée et qu'on doit les considérer ou comme dévorés par la larve ou encore comme occupant le bord de la cavité larvaire (*flb'''*, fig. 308).

La figure 314 (A_1) représente un faisceau surnuméraire péricyclique dont l'orientation est tangentielle et dont l'assise génératrice, recourbée vers le centre de la galle, produit du liber secondaire interne et du bois secondaire externe.

L'orientation inverse de la plupart des faisceaux libéro-ligneux péricycliques de la tige anormale est très avantageuse pour la larve : celle-ci trouve à sa portée de nombreux tissus libériens constituant pour elle un aliment riche en matières nutritives et pauvre en éléments lignifiés.

En résumé, sous l'influence du *Colcophora Stefanii*, la tige de l'*Atriplex Halimus* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se faisant sentir également dans toutes les directions, il se produit un renflement fusiforme ayant un axe de symétrie ;*

2° *L'accroissement en épaisseur est dû surtout au fonctionnement actif de l'assise génératrice péricyclique et à l'hypertrophie des faisceaux libéro-ligneux ;*

3° *L'orientation des faisceaux secondaires est le plus souvent altérée et peut devenir inverse de l'orientation normale ;*

4° *Les assises génératrices des faisceaux produisent, du côté de la cavité larvaire, d'abondants tissus nourriciers pour le parasite.*

Ulex europæus L.

Cécidie produite par l'*Apion scutellare* KIRBY.

L'*Apion scutellare* détermine sur les jeunes tiges des *Ulex europæus* L., *nanus* SMITH et *spartioides* WEBB. des renflements arrondis ou ovoïdes, de la grosseur d'un pois, uniloculaires, dont les parois ligneuses sont fort épaisses.

Je décrirai seulement la structure d'une galle déjà âgée, de 5 mm. de diamètre, cueillie sur un rameau d'Ajonc d'Europe pendant la deuxième année de son développement (fig. 315, E); l'*Apion* avait abandonné son gîte et la cécidie présentait une ouverture circulaire latérale (fig. 316, L).

Au-dessous de la galle (en N_2, fig. 317), le *rameau* a 1,4 mm. de diamètre; son contour est irrégulièrement caréné et montre sept grosses ailes soutenues chacune par un cordon de fibres à parois épaisses, encore peu lignifiées; ces cordons *f* sont en relation avec les amas de fibres péricycliques *p* qui se trouvent en face des faisceaux libéro-ligneux *flb*. Ceux-ci sont en assez grand nombre et comportent des fibres ligneuses abondantes dans le bois secondaire de deuxième annee. La zone périmédullaire et la moelle sont sclérifiées.

La *cécidie* a en coupe un aspect tout différent (en A_2, fig. 318). Son contour est rendu circulaire par une couche péridermique *lgt* bien développée et située sous l'épiderme en face des amas fibreux *f* des ailes. L'écorce est devenue homogène, car elle ne contient plus de cellules à chlorophylle comme dans la tige; elle s'est élargie et épaissie et ses cellules présentent les unes des cloisons tangentielles, les autres des cloisons radiales qui lui ont permis de suivre l'accroissement en diamètre du cylindre central.

L'anneau vasculaire de la tige n'est plus continu au niveau de la galle : les faisceaux *flb*, *flb'* ont été peu à peu isolés les uns des autres par l'hypertrophie des rayons médullaires *rm*.

L'assise génératrice *ag* de chacun de ces faisceaux y a d'abord produit d'abondants tissus secondaires, puis elle a fonctionné laté-

ralement dans les intervalles qui les séparaient au fur et à mesure qu'ils s'écartaient les uns des autres. Il s'est ainsi formé un tissu secondaire comprenant du côté interne de grandes cellules ligneuses

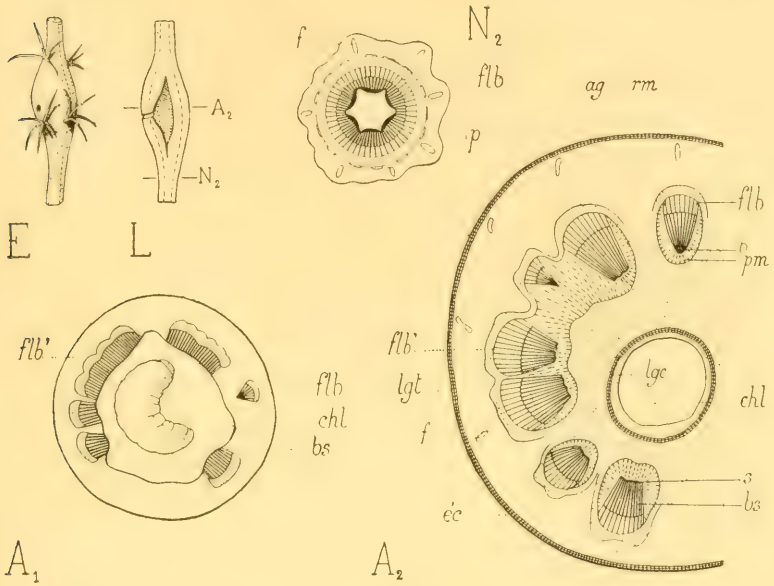


Fig. 315 (E). — Aspect extérieur de la cécidie caulinaire de l'Ajonc (gr. 2).
Fig. 316 (L). — Coupe longitudinale de la même cécidie (gr. 2).
Fig. 317 (N_2). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).
Fig. 318 (A_2). — Même schéma pour une cécidie très âgée (gr. 15).
Fig. 319 (A_1). — Schéma de la coupe transversale d'une galle jeune (gr. 15).

flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *b*, *bs*, bois ; *ag*, assise génératrice ; *pm*, zone périmédullaire ; *rm*, rayon médullaire ; *p*, péricycle ; *f*, fibres ; *éc*, écorce ; *lgt*, liège de la tige ; *lgc*, liège cicatriciel ; *s*, sillon ; *chl*, chambre larvaire.

ponctuées et lignifiées, entremêlées de fibres à parois très épaisses (voir *bs'* en C_1, fig. 320). Enfin, en face du pôle ligneux *b* (dans le faisceau *flb* seulement), l'assise génératrice a continué à s'établir dans la zone périmédullaire *pm* et a entouré le faisceau.

Le plus souvent les choses ne se passent pas d'une façon aussi simple : pendant la première année la larve se creuse une cavité large d'un millimètre environ et, comme la tige ne possède à ce moment-là que 1,5 mm. de diamètre, il en résulte que toute la

moelle est détruite, ainsi que le bois primaire des faisceaux et une bonne partie du bois secondaire. La figure 319 (A_1) représente la section d'une galle ainsi constituée. L'année suivante, pendant que les faisceaux s'isolent et s'écartent les uns des autres comme nous venons de le voir, leurs assises génératrices fonctionnent activement dans les intervalles qui les séparent. Ces assises produisent du tissu secondaire qui fait alors saillie dans la cavité larvaire, dont il réduit un peu le diamètre, et qui vient aussi s'appuyer contre la partie mutilée des faisceaux ligneux.

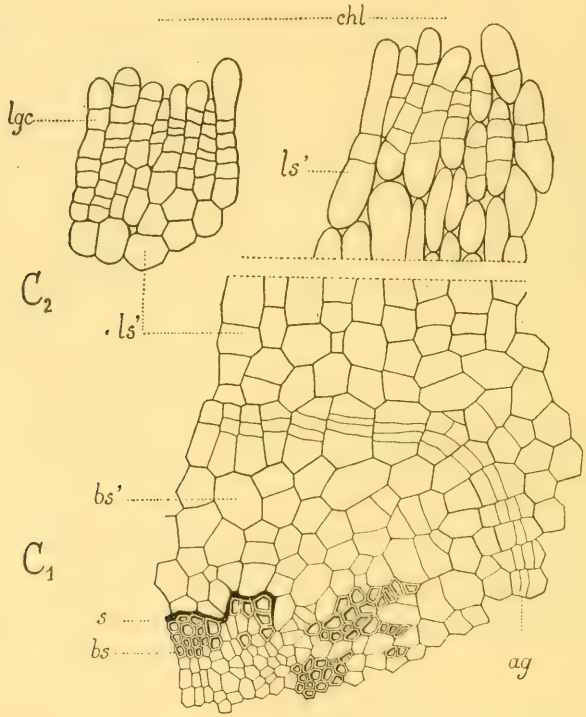


Fig. 320 (C_1). — Partie de la figure 319, montrant le fonctionnement de l'assise génératrice *ag* du faisceau *bs* vers la chambre larvaire *chl* (gr. 150).

Fig. 321 (C_2). — Production de liège cicatriciel *lgc* autour de la cavité larvaire (gr. 150).

bs', *ls'*, tissus secondaires anormaux ; *s*, sillon.

Dans le dessin d'ensemble donné plus haut (en A_2, fig. 318), la plupart des faisceaux libéro-ligneux sont dans ce cas (par exemple :

flb') et présentent à la base de leur bois secondaire une ligne irrégulière *s*, de direction tangentielle, qui indique la limite primitive de la cavité larvaire. Seul dans la coupe, le faisceau libéro-ligneux *flb* a conservé intacts son bois primaire *b* et sa zone périmédullaire *pm*.

La figure 320 (en C_1) représente la portion interne d'un faisceau en partie dévoré l'année précédente par la larve de l'*Apion* et dont il ne subsiste que le bois secondaire *bs*, au delà du sillon *s*; l'assise génératrice *ag* enferme le faisceau libéro-ligneux.

La large bande *ls'* de tissu secondaire cellulosique qui entoure la cavité larvaire est formée par un grand nombre de petites cellules de 14 à 28 μ d'épaisseur, alignées en longues files radiales. C'est dans les cellules les plus proches de la cavité larvaire, où elles font saillie (*ls'*, en C_2, fig. 321), qu'une assise subéreuse circulaire s'établit et produit du liège cicatriciel *lgc*.

Ainsi entourés du tissu secondaire qui les protège, les faisceaux libéro-ligneux peuvent fonctionner comme par le passé et irriguer convenablement la portion de tige qui surmonte la galle. De plus, l'accumulation considérable de grains d'amidon dans les tissus secondaires (*bs'* et *ls'*), à la partie interne des faisceaux, facilite souvent le développement hâtif des rameaux. J'ai eu l'occasion de constater maintes fois, au printemps, que les premiers rameaux utilisaient les réserves contenues dans un renflement gallaire situé à leur base.

Influence de la galle sur la partie supérieure de la tige. — La structure du rameau au-dessous de la galle se retrouve à peu près au-dessus. Seulement, comme la cécidie ralentit le plus souvent la croissance du rameau, celui-ci s'épaissit au-dessus de la galle et présente un diamètre de 2 mm. environ (au lieu de 1,4). L'écorce n'est pas modifiée ; l'hyperplasie porte principalement sur l'anneau libéro-ligneux et sur la moelle dont les cellules, plus nombreuses, acquièrent 120 à 130 μ de diamètre au lieu de 70 à 80.

En résumé, sous l'influence de l'*Apion scutellare*, la tige de l'*Ulex europæus* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se faisant sentir également dans toutes*

les directions, il se produit un renflement fusiforme ayant un axe de symétrie ;

2° *Pendant la première année, les faisceaux libéro-ligneux s'hypertrophient et s'isolent ; leur partie interne est détruite ;*

3° *L'année suivante, la cicatrisation de la cavité larvaire s'effectue par le fonctionnement actif de l'assise génératrice interne autour des faisceaux.*

Ephedra distachya L.

Cécidie produite par un Cécidomyide.

La larve d'un Cécidomyide non encore déterminé produit sur les jeunes rameaux latéraux de l'*Ephedra distachya*, au-dessus d'un nœud (E, fig. 322), des renflements fusiformes longs de 10 à 15 mm. et larges de 2, 5 mm. ; la cavité larvaire est allongée, irrégulière et à parois épaisses (L, fig. 323).

Structure de la tige normale. — La section d'un jeune rameau a 16 mm. de diamètre (N, fig. 324) ; son contour est presque circulaire et garni de nombreux sillons pourvus chacun d'une rangée de stomates. L'épiderme *ép* (en N, fig. 329) est formé de cellules régulières à cuticule très épaisse (17 à 20 μ). Dans l'écorce, dont l'épaisseur est de 300 μ environ, il y a trois sortes d'éléments : *a*) des *fibres* à parois très épaisses, les unes *fc* disposées en files radiales en face de chaque carène, les autres isolées, dispersées dans le tissu cortical ; *b*) des *cellules à chlorophylle cl*, réparties en une ou deux assises au fond des sillons de la tige et jouant le rôle d'organe assimilateur, puisque les feuilles consistent seulement à chaque nœud en deux petites écailles ; *c*) des *cellules corticales éc* dont les parois sont bourrées de cristaux d'oxalate de calcium.

Le cylindre central est elliptique et possède un plan de symétrie correspondant au grand axe de l'ellipse. Il présente au centre une moelle *m* à grandes cellules polyédriques contenant du tanin *ct* et, de chaque côté du plan de symétrie, quatre faisceaux libéro-ligneux, dont les deux médians ont une taille supérieure. L'assise génératrice interne a produit dans tous ces faisceaux trois ou quatre

assises de bois secondaire *bs*. Enfin, il existe le plus souvent en face des faisceaux quelques fibres périmédullaires et quelques fibres péricycliques *fp*.

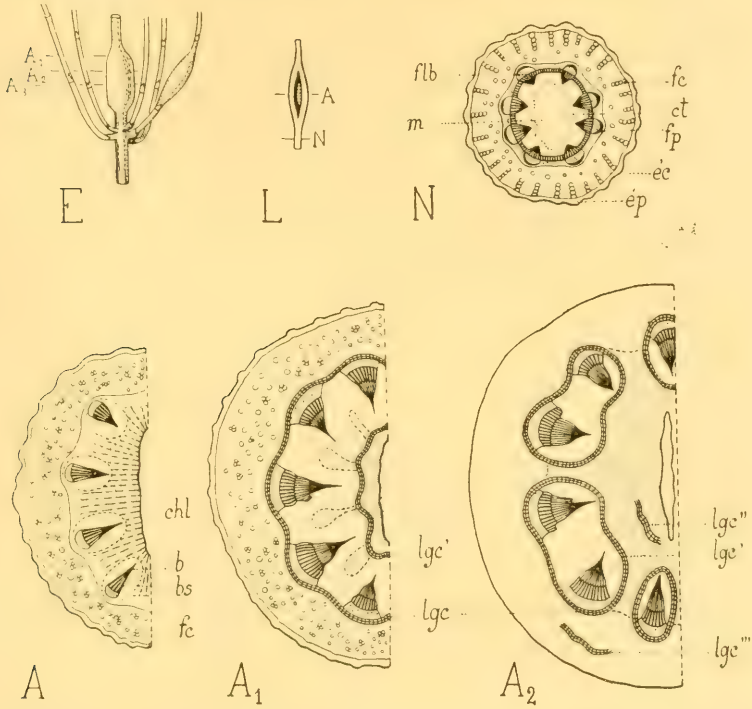


Fig. 322 (E). — Aspect d'une cécidie jeune et d'une cécidie âgée de la tige de l'Éphédra (gr. 1).

Fig. 323 (L). — Coupe longitudinale d'une cécidie jeune (gr. 1).

Fig. 324 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).

Fig. 325 (A). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie jeune (gr. 15).

Fig. 326 (A_1). — Cécidie âgée : coupe transversale dans la région de raccord avec la tige (gr. 15).

Fig. 327 (A_2). — Cécidie âgée : coupe transversale un peu plus rapprochée du milieu du renflement (gr. 15).

m, moelle ; *flb*, faisceau libéro-ligneux ; *b*, *bs*, bois ; *fp*, *fc*, fibres péricycliques et corticales ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme ; *ct*, cellule à tanin ; *lgc*, *lgc'*, *lgc''*, *lgc'''*, liège cicatriciel ; *chl*, chambre larvaire.

Structure de la galle jeune. — La larve établie dans la moelle d'un jeune rameau de l'année provoque l'hyperplasie de tous les tissus, comme le représente la figure 325 (A). Le contour de la section devient elliptique et ses dimensions sont 2,4 mm. sur 2,7.

L'épiderme *ép* (en A, fig. 330) ne comporte plus maintenant que des carènes et des sillons très atténués. Ses cellules ont une forte cuticule et des parois très épaissies ; vues de face, elles sont moins allongées que les cellules normales, mais leurs stomates sont plus espacés.

L'épaisseur de l'écorce a peu augmenté; cependant sa structure est grandement modifiée : les cellules chlorophylliennes qui formaient un véritable tissu en palissade n'existent plus; les fibres *fc* des rangées carénales sont disséminées et mêlées aux autres. L'écorce a donc tendance à devenir homogène.

Le cylindre central montre lui aussi une modification considérable, car les faisceaux libéro-ligneux, jusque-là réunis par des formations secondaires en un anneau continu, sont séparés nettement les uns des autres. Mais si l'assise génératrice interne n'a plus fonctionné entre les faisceaux, elle a par contre produit dans chacun d'eux d'épaisses formations secondaires *ls* et *bs*, comprenant vers l'intérieur de nombreux vaisseaux de bois secondaire. Du côté de la moelle, les vaisseaux du bois primaire *b* sont très espacés et constituent un long prolongement radial à la masse principale du faisceau ; les plus internes sont atrophiés et leur section est très réduite ; ils sont de plus entourés par les cellules parenchymateuses *pr*, plusieurs fois cloisonnées, et par les cellules de la zone périmédullaire *pm*. Ces dernières cellules ont épaissi leurs parois ; elles se sont allongées radialement, puis munies de cloisons tangentielles ; riches en protoplasme

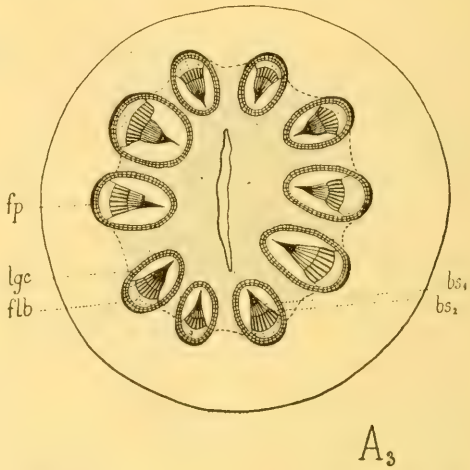


FIG. 328 (A3). — Cécidie âgée : coupe schématique transversale faite au milieu du renflement ; *flb*, faisceau libéro-ligneux ; bs_1, bs_2, couches annuelles de bois secondaire ; *fp*, fibres péricycliques ; *lgc*, anneaux de liège cicatriciel (gr. 15).

et en gros noyaux hypertrophiés *n*, elles constituent un tissu nutritif qui s'étend jusqu'à la cavité larvaire *chl*. Toutes les cellules entourant la pointe ligneuse des faisceaux se lignifient fortement plus tard et forment une bande scléreuse autour de la cavité larvaire.

Structure de la galle âgée. — L'écartement des faisceaux libéro-ligneux, leur isolement, leur taille à peu près uniforme et la lignification de toute la région centrale, influent sur la forme générale de la galle qui se montre cylindrique.

Une coupe pratiquée en A_3 (fig. 322), au milieu d'un renflement âgé d'un an et demi, a une section circulaire et un diamètre de 4 mm. (fig. 328). L'écorce n'est pas devenue beaucoup plus épaisse que dans la tige normale, mais elle contient des fibres plus grosses, groupées en amas au milieu des cellules corticales qui les réunissent et qui prennent un aspect étoilé.

Les faisceaux libéro-ligneux *flb* sont très développés maintenant et possèdent d'abondantes assises de bois de seconde année bs_2 débordant les couches de première année bs_1. Dans les parties latérales du bois secondaire, on remarque toujours un grand nombre de vaisseaux courts *v* (fig. 331), assez semblables aux vaisseaux à cloisons munies de larges ouvertures que possèdent seules les Gnétacées parmi les Conifères.

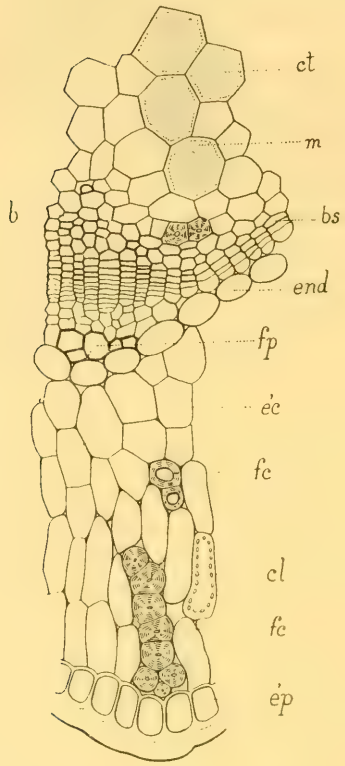
Au centre de la galle, une cavité allongée et étroite, bordée par des cellules lignifiées, rappelle l'ancien plan de symétrie de la cécidie.

Chaque faisceau est entouré par une couche subéreuse *lgc* (fig. 328) dont la forme est celle d'un ovale à grand axe radial et à pointe tournée vers l'intérieur ; la partie large de l'ovale est en contact avec un arc de fibres péricycliques *fp*. L'assise subéreuse a 20 μ d'épaisseur environ (*lgc*, fig. 331).

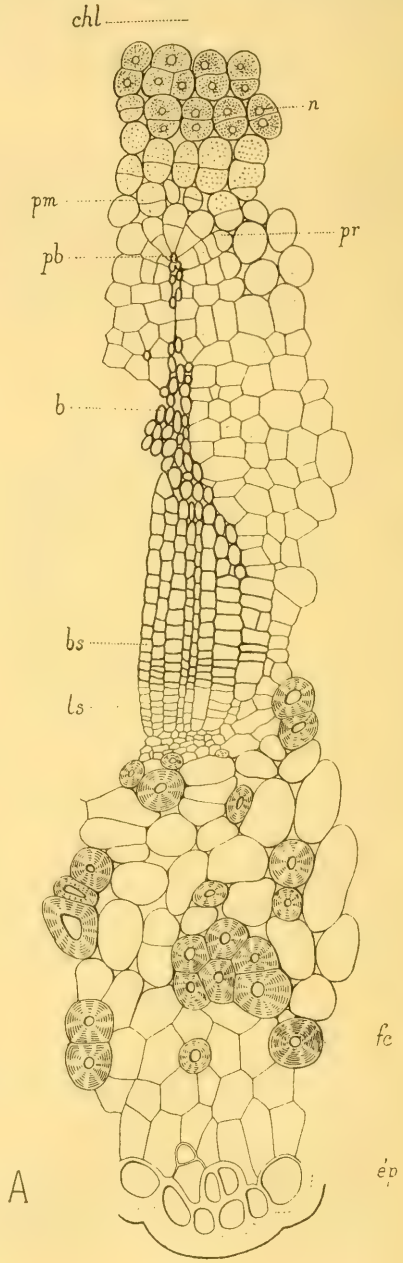
L'isolement entre eux des faisceaux libéro-ligneux et la protection que leur assure la couche subéreuse font que, au-dessus de la galle, la croissance du rameau n'est pas modifiée, puisque sa nutrition est suffisamment assurée.

C'est seulement vers le milieu de la galle que les faisceaux sont ainsi isolés les uns des autres par des couches subéreuses. En effet, si l'on pratique des coupes en se rapprochant de la région non altérée de la tige (en A_2, fig. 327), on voit plusieurs de ces anneaux subéreux se fondre en un seul *lgc'* qui enveloppe d'abord deux faisceaux, puis trois, etc. Ensuite, tous les faisceaux situés d'un même côté du plan

de symétrie sont entourés par une couche subéreuse continue et la



N



A

Fig. 329 (N). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 324 (gr. 150).

Fig. 330 (A). — Région correspondante de la cécidie (gr. 150).

m, moelle ; *pm*, zone périmédullaire; *pb*, *b*, *bs*, bois; *ls*, liber; *pr*, parenchyme; *end*, endoderme; *fp*, *fc*, fibres ; *cl*, cellules à chlorophylle ; *ép*, épiderme ; *n*, noyau ; *chl*, chambre larvaire.

section n'offre plus alors que deux anneaux de liège séparés par le plan de symétrie. Enfin, plus haut (en A_1, fig. 326), les parties externes et les parties internes des deux enveloppes subéreuses se soudent entre elles : les faisceaux libéro-ligneux sont alors isolés de l'extérieur par un anneau sinueux *lgc* qui les contourne et dont le diamètre est de 2,3 mm. environ ; de la cavité centrale, ils sont séparés par un autre anneau *lgc'* de diamètre moindre et de contour plus régulier. C'est ce stade que nous avons déjà rencontré dans la galle de l'*Ulex europæus* (comparer les figures 326 et 318).

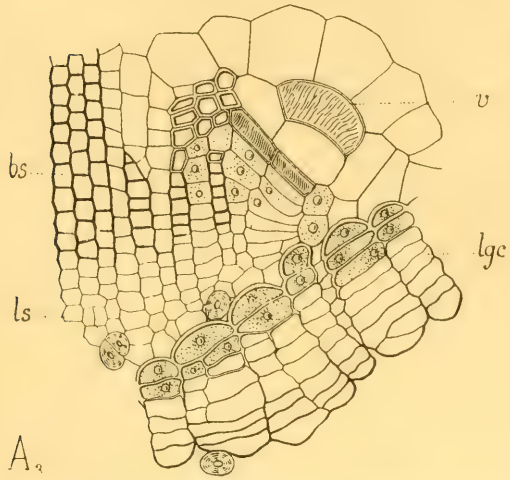


Fig. 331 (A_3). — Cécidie caulinaire âgée de l'Éphédra : aspect de l'aile secondaire latérale d'un faisceau libéro-ligneux (*bs*, *ls*) et d'une partie de l'anneau de liège cicatriciel *lgc* qui l'entoure ; *v*, vaisseau strié (gr. 150).

Souvent d'autres assises de liège se développent entre l'épiderme et le premier anneau subéreux, c'est-à-dire dans l'écorce (en *lgc'''*, fig. 327) ou encore entre la cavité larvaire et le plus petit anneau (en *lgc''*).

En résumé, sous l'influence d'un Diptère, la tige de l'*Ephedra distachya* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se fait sentir à peu près également dans toutes les directions et produit un renflement ayant un axe de symétrie ;*

2° *Les faisceaux libéro-ligneux s'isolent et l'écorce tend à devenir homogène ;*

3° *Dans la galle âgée, un anneau subéreux se forme autour de chaque faisceau vasculaire.*

Epilobium montanum L.

Cécidie produite par le *Mompha decorella* Steph.

Ce Lépidoptère provoque l'apparition, un peu au-dessus d'un entre-nœud, d'un bourrelet régulier de 4 à 6 mm. de diamètre (en E, fig. 332) et par suite peu saillant puisque la tige possède elle-même 2,7 mm. d'épaisseur. L'échantillon que j'ai étudié a été récolté aux environs de Moulins, vers la fin de juin 1902.

Comparons la structure de la galle à celle de la tige normale et, pour cela, pratiquons des sections transversales au milieu de la cécidie (en A) et, dans la tige, un peu au-dessus de la déformation (en N).

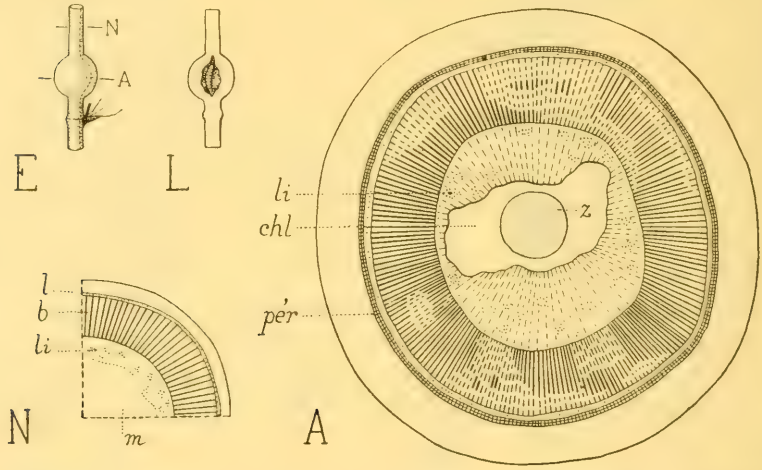


Fig. 332 (E). — Aspect de la cécidie caulinaire de l'*Epilobium montanum* (gr. 1).

Fig. 333 (L). — Coupe longitudinale de la même cécidie (gr. 1).

Fig. 334 (N). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).

Fig. 335 (A). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie (gr. 15).

m, moelle ; *b*, *l*, anneau vasculaire ; *li*, liber interne ; *pér*, périderme ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, larve.

Épiderme. — Les cellules de l'épiderme anormal sont plus larges que dans la tige normale (50 μ au lieu de 20 μ ; comparer *ép* dans les figures 336 et 337).

Écorce. — L'écorce anormale (*éc*, en A, fig. 337) est presque trois fois aussi épaisse que l'écorce normale (210 μ au lieu de 80 μ). Le nombre de ses assises cellulaires reste cependant à peu près le même (7 à 9), mais les méats y sont beaucoup plus grands parce que les cellules ont tendance à s'arrondir et à s'isoler les unes des autres ; aussi les cellules anormales n'ont-elles pas l'aspect écrasé qu'elles présentent dans la tige saine. Les cellules de collenchyme et les cellules à chlorophylle de la zone externe de l'écorce sont plus grosses que les cellules normales correspondantes, mais ce sont surtout les cellules corticales internes qui se sont considérablement agrandies, tout en épaississant leurs parois.

Les cellules de l'*endoderme* normal (*end*, en N, fig. 336) sont aplaties, plissées et ont 30 μ de diamètre tangentiel. Leur aspect est tout différent dans la cécidie (*end*, en A, fig. 337) où elles sont très irrégulières et d'un diamètre de 100 à 112 μ ; de plus, elles se cloisonnent dans deux directions perpendiculaires : tangentiellement et radialement. Les petites cellules *c* auxquelles elles donnent naissance s'isolent et s'arrondissent avec facilité, car elles sont séparées les unes des autres par de petits méats *mt* très nets ; malgré cela, le contour de la cellule primitive, plus épais, reste distinct des cloisons secondaires, et l'on peut en conclure qu'au moment où le cloisonnement s'est opéré, la cellule de l'endoderme était déjà fortement différenciée. Nous allons retrouver ce phénomène encore plus accentué pour les tissus du cylindre central, auxquels nous arrivons.

Péricycle. — Le péricycle mérite une mention toute particulière. Normalement il comprend une assise de cellules plus petites que les cellules endodermiques, avec, de place en place, quelques fibres à parois épaisses, mais non encore lignifiées. Dans la galle, ces fibres se sont beaucoup développées et ont lignifié leurs parois. Quant aux autres cellules péricycliques elles ont acquis un diamètre radial de 100 μ (au lieu de 5 μ) : cet accroissement considérable provient de ce que l'assise génératrice externe *age*, qui, à l'état normal, se forme dans le péricycle mais qui n'était pas encore apparue dans la tige saine, s'est établie dans ces cellules ; de nombreuses cloisons radiales et tangentielles fournissent un périderme *pér* fortement cloisonné, composé de petites cellules irrégulières enveloppées par la membrane épaissie des grandes cellules primitives. Toutes les

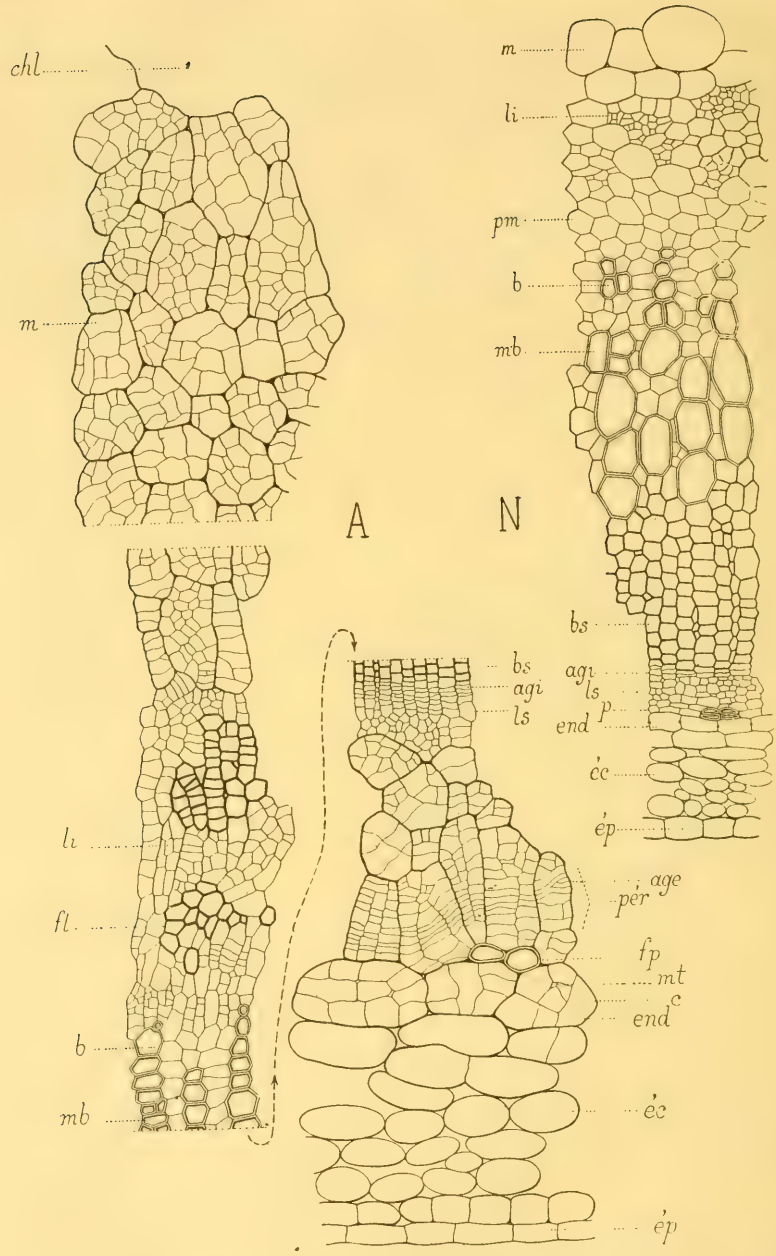


Fig. 336 (N). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 334 (gr. 150).

Fig. 337 (A). — Région correspondante de la cécidie (gr. 150).

petites cellules conservent leurs membranes à l'état de cellulose, et il est impossible de les grouper autrement que par leur position topographique, en une couche subéreuse et une couche phellodermique.

Anneau vasculaire. — Le diamètre de l'anneau libéro-ligneux anormal est un peu supérieur au diamètre normal (comparer les fig. 334 et 335) et son épaisseur est aussi légèrement plus grande ; mais il est devenu irrégulier au niveau de la larve et souvent son bois n'est pas lignifié aux environs de la cavité larvaire. L'assise génératrice interne *agi* (en A, fig. 337) fonctionne activement dans la galle et donne un peu de liber secondaire *ls*, mais surtout beaucoup de bois secondaire *bs*: au lieu des 18 à 20 cellules normales composant une file, on en trouve 30 à 36 plus étroites, plus allongées et serrées les unes contre les autres. Les gros vaisseaux du métaxylème normal sont remplacés par des éléments moitié plus petits *mb*.

Liber interne. — On sait que dans la tige normale il existe du liber interne autour de la moelle (*li*, en N, fig. 336), en face des faisceaux libéro-ligneux, et qu'il y occupe une zone circulaire de 80 à 100 μ d'épaisseur. Cette zone prend un remarquable développement dans la cécidie, car elle acquiert une largeur de 300 à 400 μ. Ses cellules sont allongées radialement du côté de la cavité larvaire et sont cloisonnées perpendiculairement ; leurs parois sont épaisses, cellulosiques et faciles à reconnaître. Au milieu des petites cellules libériennes *li* (fig. 337) se trouvent aussi de nombreuses fibres *fl*, à parois épaisses et ponctuées.

Moelle. — Enfin, plus au centre, les cellules médullaires *m* accroissent peu leur taille ; elles sont polyédriques, serrées les unes contre les autres et à paroi cellulosique très épaisse. Elles présentent, comme toutes les cellules précédentes, de nombreuses cloisons secondaires minces, dirigées dans deux directions à peu près perpendiculaires et qui les subdivisent en un nombre souvent considérable (jusqu'à 30 ou 40) de petites cellules irrégulières. Les cellules les plus internes sont en contact avec la cavité larvaire *chl* ; elles contiennent un épais protoplasme et servent de nourriture à la larve.

En résumé, sous l'influence du *Mompha decorella*, la tige de l'*Epilobium montanum* présente les modifications suivantes :

1° *L'action cécidogène se faisant sentir également dans toutes les directions, il se produit un renflement ayant un axe de symétrie ;*

2° *L'accroissement en épaisseur est dû surtout à l'assise génératrice interne ; l'assise génératrice externe péricyclique apparaît de place en place et fonctionne d'une façon irrégulière ;*

3° *Le liber interne se développe beaucoup ;*

4° *Les cellules médullaires se cloisonnent activement ; leur contour primitif reste distinct, comme c'est le cas pour la plupart des autres cellules cloisonnées de la tige.*

Epilobium tetragonum L.

Cécidie produite par le *Mompha decorella* Steph.

Sur cet Épilobe, la larve de *Mompha decorella* provoque la formation d'une cécidie allongée, d'un diamètre de 7 à 9 mm. en son milieu. La tige est modifiée sur une longueur de 40 à 50 mm. (en E, fig. 338), ce qui altère souvent la disposition des feuilles.

L'échantillon que j'ai étudié provenait des environs de Moulins et avait été récolté à la fin de juin 1902.

L'étude anatomique de la galle étant fort semblable à celle que je viens de donner pour l'*Epilobium montanum*, j'indiquerai seulement les quelques différences que l'on y rencontre.

La section de la tige normale faite au-dessous du renflement gallaire est carrée (N, fig. 340) ; elle possède 2 mm. de côté et ses quatre angles sont fortement arrondis. Le liber interne *li* est peu développé. Le système vasculaire forme une couche circulaire continue ; autour de lui, le périderme possède déjà deux cloisons et se trouve en contact avec un anneau presque ininterrompu de fibres péricycliques non lignifiées *p*.

Au fur et à mesure qu'on se rapproche de la cavité larvaire, la tige accroît son diamètre surtout dans un sens et, par suite, s'aplatit ; un peu au-dessous du niveau d'insertion des feuilles (en A, fig. 338),

la section présente 6,5 mm. de largeur sur 5 mm. d'épaisseur : ses quatre ailes occupent sensiblement les sommets d'un rectangle (A, fig. 341).

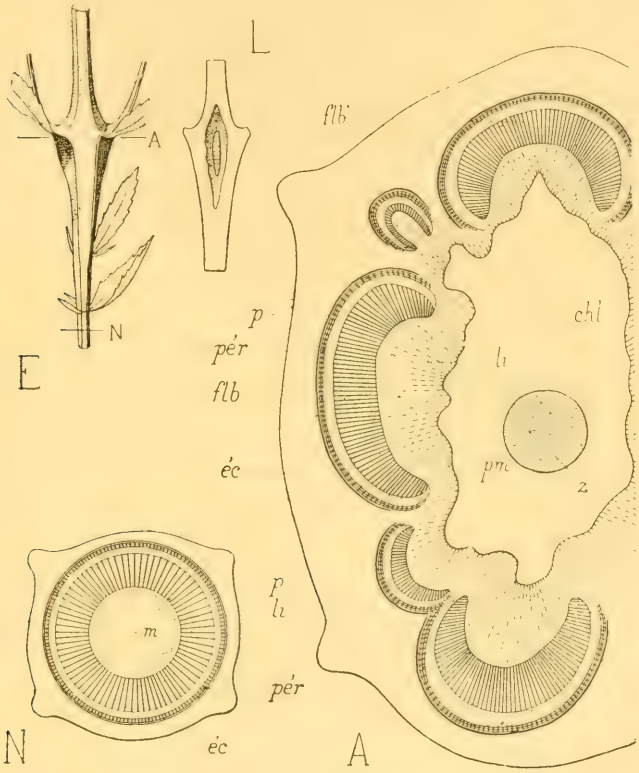


Fig. 338 (E). — Aspect de la cécidie caulinaire de l'*Epilobium tetragonum* (gr. 1).

Fig. 339 (L). — Section longitudinale de la même cécidie (gr. 1).

Fig. 340 (N). — Coupe transversale schématique de la tige normale (gr. 15).

Fig. 341 (A). — Coupe transversale schématique de la cécidie (gr. 15).

m, moelle ; *pm*, zone périmédullaire ; *li*, liber interne ; *flb*, *flb'*, anneau vasculaire dissocié ; *p*, péricycle ; *pér*, périderme ; *éc*, écorce ; *chl*, chambre larvaire ; *z*, larve.

L'anneau libéro-ligneux présente la modification la plus intéressante, car il se scinde en plusieurs tronçons *flb*, *flb'* aux environs des faisceaux foliaires. Cette disposition spéciale tient à ce que la larve a établi sa cavité au niveau d'un nœud et par suite empêché le développement de deux entre-nœuds consécutifs.

A l'intérieur de chaque gros arc vasculaire (*flb*, par exemple), la zone périmédullaire *pm* a activement multiplié ses cellules qui se sont allongées radialement vers la cavité larvaire *chl*, grande et spacieuse, et cloisonnées jusqu'à sept ou huit fois ; les cellules libériennes se sont divisées de même dans tous les sens et ont donné un abondant liber interne *li*, sans éléments lignifiés.

Les figures 342 (N) et 343 (A) représentent les zones périmédullaires, normale et hyperplasiée, situées en face de quelques pôles ligneux *pb*, et en permettent la comparaison.

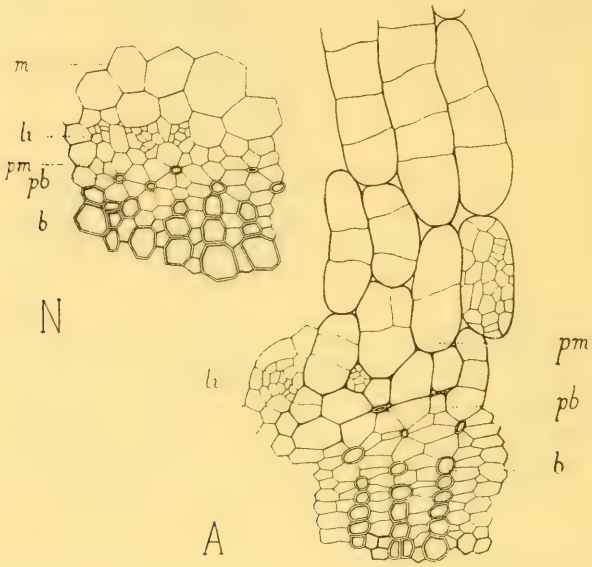


Fig. 342 (N). — Liber interne et zone périmédullaire situés en face d'un faisceau normal de la tige de l'*Epilobium tetragonum* (gr. 150).

Fig. 343 (A). — La même région dans la coupe transversale de la cécidie (gr. 150). *m*, moelle ; *pm*, zone périmédullaire : *li*, liber interne ; *pb*, *b*, bois.

Enfin, il est bon de remarquer que l'assise génératrice subéro-phellodermique anormale donne un périderme *pér* (en A, fig. 341) assez développé. Celui-ci comprend 6 ou 7 assises de cellules qui ont tendance à se cloisonner obliquement, comme dans l'*Epilobium montanum*, et à en fournir d'autres plus nombreuses et plus petites. Les fibres péricycliques *p* sont très grandes et ne se lignifient pas. L'écorce est plus épaisse que dans la tige normale. L'épiderme a des

cellules deux ou trois fois plus courtes que les cellules non parasitées, mais elles conservent la même largeur et la même épaisseur ; ses stomates ont la taille normale.

En résumé, la structure de la cécidie de l'*Epilobium tetragonum* diffère de la précédente :

1° *Par l'irrégularité et la dissociation de son anneau libéro-ligneux, conséquence de la position nodale de la galle ;*

2° *Par l'allongement radial des cellules périmédullaires et par l'absence d'éléments lignifiés dans le liber interne.*

Populus alba L.

Cécidie produite par le *Gypsonoma aceriana* Dup.

Dès le mois d'avril, les jeunes pousses du Peuplier blanc présentent souvent de légers renflements (E, fig. 344) dus à une petite larve de Lépidoptère située dans la moelle. La même déformation se trouve parfois à la base des pétioles.

En général, après l'éclosion du parasite qui a lieu de très bonne heure, la partie hypertrophiée du jeune rameau se fend longitudinalement (fig. 344, au niveau de A_1) : les deux bords de la plaie s'écartent, mettent à nu la cavité larvaire, puis brunissent et se cicatrisent (F, fig. 345).

Il arrive souvent aussi que l'action parasitaire se fait sentir dès le début du développement du jeune rameau : celui-ci reste alors très court et toutes ses feuilles partent à peu près du même point.

1° Galle de la tige.

Structure de la tige normale. — La coupe d'un entre-nœud normal, correspondant comme âge à celui qui est déformé par la galle, possède une section circulaire de 2 mm. de diamètre (N_1, fig. 346). L'épiderme *ép* (N_1, fig. 349), possède de très petites cellules isodiamétriques (7 à 9 μ d'épaisseur) ; il est en contact avec un périderme continu *pér* formé d'une assise de liège et d'une assise de phelloderme. Presque toutes les autres cellules de

l'écorce *co* ont des parois épaisses, cellulosiques et sont collenchymateuses.

Le cylindre central comprend un tissu vasculaire épais et continu, de contour irrégulier, sensiblement pentagonal. Il renferme

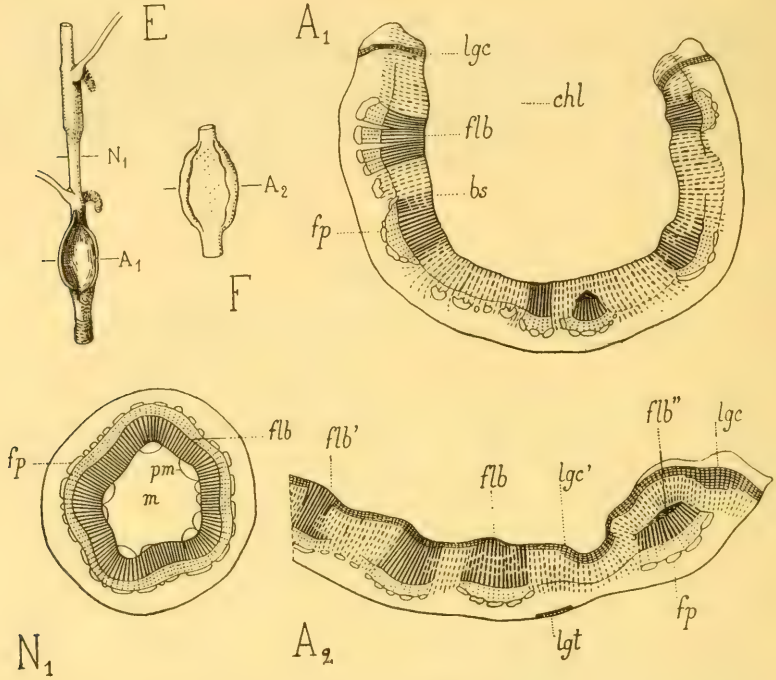


Fig. 344 (E). — Aspect de deux cécidies de la tige de Peuplier blanc, l'une jeune, l'autre un peu plus âgée et déjà fendue en long (gr. 1).

Fig. 345 (F). — Aspect extérieur d'une cécidie âgée, fortement cicatrisée (gr. 1).

Fig. 346 (N_1). — Schéma de la coupe transversale d'un jeune rameau normal du même arbre (gr. 15).

Fig. 347 (A_1). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie jeune, déjà fendue, représentée en E (gr. 15).

Fig. 348 (A_2). — Cécidie âgée dessinée en F : schéma de la moitié de la coupe transversale (gr. 15).

m, moelle ; *pm*, zone périmédullaire ; *flb*, *flb'*, *flb''*, faisceaux libéro-ligneux ; *bs*, bois secondaire ; *fp*, fibres péricycliques ; *lgt*, liège de la tige ; *lgc*, *lgc'*, liège cicatriciel ; *chl*, chambre larvaire.

cinq gros faisceaux libéro-ligneux, limités en dedans et en dehors par des arcs fibreux péricycliques *fp* et périmédullaires *pm* ; ces faisceaux sont réunis entre eux par d'abondantes formations

secondaires. Enfin, au centre, la moelle *m* possède une rangée irrégulière de très grosses cellules noyées au milieu des cellules ordinaires, plus petites.

Structure d'une galle pendant la première année.

La structure normale du jeune rameau est déjà altérée *au-dessous de la galle* : le diamètre de la section est un peu supérieur au diamètre normal ; l'anneau vasculaire est plus étroit et beaucoup plus contourné ; les amas fibreux péricycliques et périmédullaires sont plus petits, plus irréguliers et plus nombreux, écartés les uns des autres, faisant en quelque sorte pressentir le grand espacement anormal des faisceaux libéro-ligneux qui doit se produire au niveau de la cécidie ; enfin, la moelle présente de nombreuses fibres disséminées sans ordre.

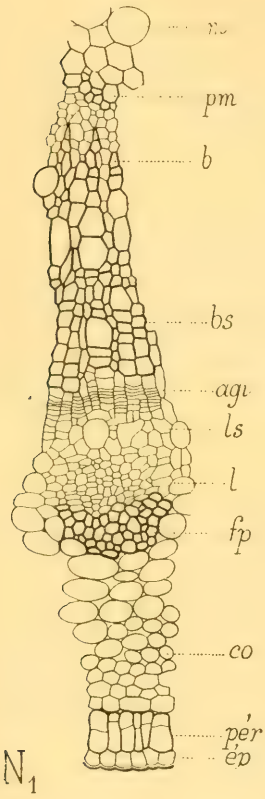


Fig. 349 (N_1). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 346 (gr. 150).

Dans la *galle*, au fur et à mesure qu'on s'approche de la partie médiane de la cavité larvaire, tous ces caractères s'accentuent, en même temps que la lignification diminue.

Une section transversale pratiquée dans une *jeune galle de l'année*, déjà fendue longitudinalement, a la forme d'un fer à cheval (A_1, fig. 347) ; tous les tissus y sont cellulosiques, sauf ceux des cinq gros faisceaux *flb* et des arcs péricycliques *fp*. Entre les gros faisceaux, l'assise génératrice interne a produit un abondant tissu secondaire *bs*. La larve a dévoré toute la région concave de la coupe, c'est-à-dire la moelle, la zone périmédullaire, une bonne part des faisceaux vasculaires et même la région la plus interne du tissu secondaire *bs*. Enfin, aux deux extrémités du fer à cheval, en *lgc*, il est apparu

deux bandes de liège destinées à cicatricer la blessure produite par la fente longitudinale de la cécidie.

Plus tard, à la fin de l'année, quand le rameau s'est encore un peu épaissi et que la tige est devenue presque plane (F, fig. 345) par suite de l'écartement de plus en plus grand des deux lèvres de la blessure, une énorme bande de liège cicatriciel *lgc*, *lgc'* (en A_2 fig. 348) apparaît au travers des tissus secondaires, sur la face qui fut auparavant en contact avec la cavité larvaire.

Voyons maintenant d'un peu plus près les points intéressants de l'évolution de cette galle qui sont : *a*) les modifications survenues dans les gros faisceaux libéro-ligneux ; *b)* les modifications apportées aux formations secondaires interfasciculaires ; *c*) la production du liège cicatriciel.

a. Modifications dans les faisceaux libéro-ligneux. — Les faisceaux sont séparés les uns des autres et leur contour est très irrégulier. Ils possèdent un bois secondaire *bs* (A_1, fig. 350, à droite) mieux développé que dans les faisceaux normaux, mais irrégulièrement lignifié. Leurs fibres péricycliques *fp*, *fp'*, *fp''* sont fort nombreuses et à parois épaisses. Enfin, dans la zone périmédullaire, quand elle existe encore, les cellules sont allongées radialement.

b. Modifications entre les faisceaux. — La figure 350 (A_1) représente une partie de la région interfasciculaire d'une galle déjà un peu âgée et fendue. Dans cette région, toutes les cellules ont été cloisonnées sous l'influence de l'assise génératrice interne. Or, on sait que dans la tige normale cette assise génératrice fonctionne très régulièrement et est refoulée vers l'extérieur d'une façon uniforme grâce au développement de plus en plus grand du bois secondaire des faisceaux et des espaces interfasciculaires.

Il n'en est plus de même ici. Une première fois, l'assise génératrice *ag* a fonctionné alors que les formations secondaires commençaient à se produire dans le faisceau : il en est résulté la production des longues cellules à parois épaisses et cellulosiques de la partie supérieure du dessin, au-dessus des fibres péricycliques *fp*, elles-mêmes très hypertrophiées ; ces cellules se sont activement cloisonnées ; quelques-unes d'entre elles ont même beaucoup épaissi leurs parois et se sont lignifiées. Toutes les cellules centrales,

produites par l'assise génératrice *ag*, ont été dévorées par la larve. en même temps que la partie interne du faisceau.

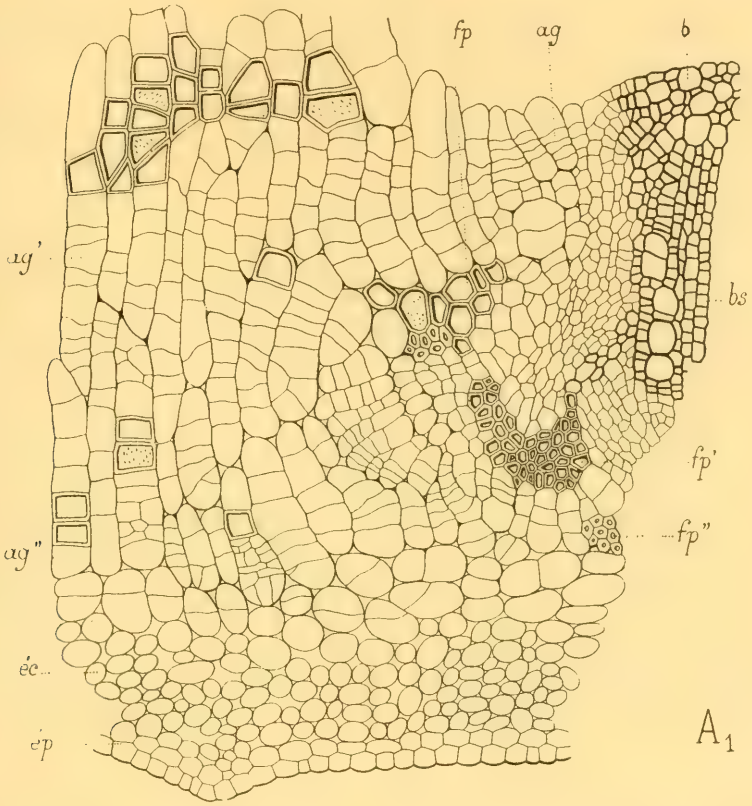


Fig. 350 (A1). — Portion de la coupe transversale de la cécidie jeune de la tige de Peuplier : fonctionnement des assises génératrices *ag, ag', ag''*, à gauche du faisceau libéro-ligneux *b, bs ; fp, fp', fp''*, fibres péricycliques ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme (gr. 150).

Un peu après, l'assise génératrice s'est établie plus à l'extérieur, en *ag'*, et a amené un cloisonnement actif dans les cellules externes : celles-ci sont moins allongées et moins divisées que les précédentes. Enfin, très souvent, comme on peut le voir à la partie inférieure du dessin, en *ag''*, l'assise génératrice fonctionne en dehors des massifs péricycliques dissociés *fp'* et *fp''* : elle s'établit dans les cellules les plus externes de la zone interfasciculaire et y provoque un cloisonnement qui se propage

jusque dans les cellules corticales. Ce cloisonnement n'est pas aussi régulier que dans la région centrale et s'opère dans toutes les direc-

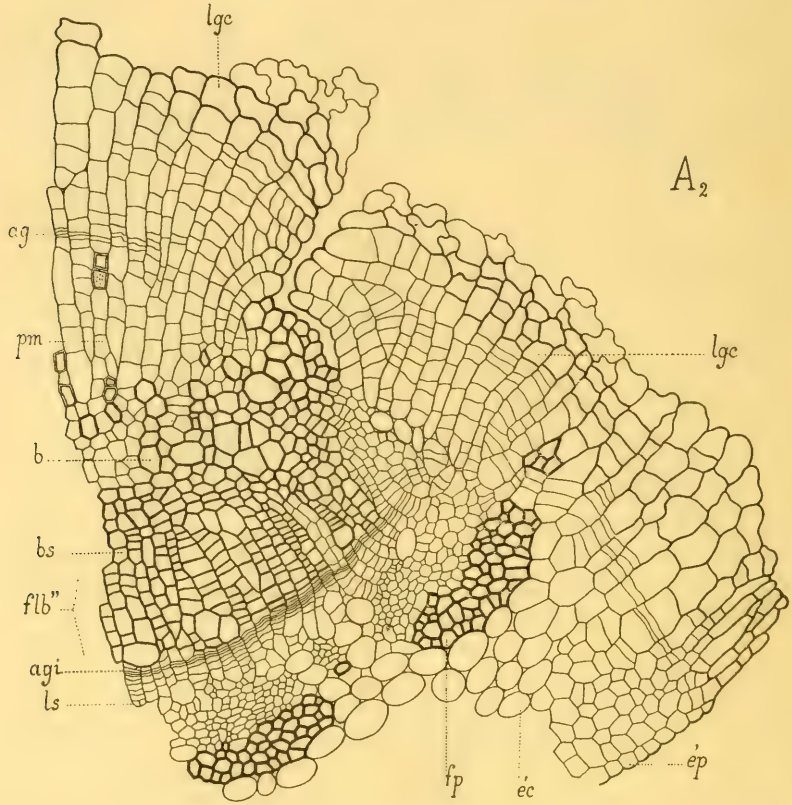


Fig. 351 (A_2). — Portion de la coupe transversale de la cécidie âgée de la tige de Peuplier, montrant la formation du liège cicatriciel *lgc* du côté de l'ancienne cavité larvaire ; *flb''*, faisceau libéro-ligneux ; *b*, *bs*, bois ; *ls*, liber ; *agi*, assise génératrice interne ; *fp*, fibres péricycliques ; *éc*, écorce ; *ép*, épiderme ; *pm*, zone périmédullaire ; *ag*, assise génératrice (gr. 150).

tions à l'intérieur des grosses cellules en produisant de nombreuses petites cellules irrégulières à parois très minces. Quelques cellules lignifiées, à cloisons épaisses et ponctuées, apparaissent encore ça et là disséminées.

Donc, au fur et à mesure que les assises génératrices internes des faisceaux étaient refoulées vers l'extérieur par le bois secondaire qu'elles produisaient, un cloisonnement se manifestait entre les

faisceaux libéro-ligneux et donnait de longues files radiales de bois secondaire, à cellules non lignifiées pour la plupart.

c. Production du liège cicatriciel. — Dans la galle âgée, complètement ouverte et abandonnée depuis longtemps par la larve, il se forme tout le long de la cavité larvaire, et à quelque distance du bord, une bande très épaisse de liège cicatriciel *lgc*, *lgc'* (en A_2, fig. 348). Parfois ce liège est interrompu au niveau d'un faisceau (*flb'*, par exemple) lorsque celui-ci a été en partie attaqué par la larve et que son bois secondaire est mis à nu. Partout ailleurs, la cicatrisation s'opère aux dépens des longues cellules non lignifiées du bois secondaire développé entre les faisceaux ou aux dépens des cellules hypertrophiées de la zone périmédullaire (comme en *flb''*).

Toutes les cellules de ce tissu cicatriciel sont disposées en longues files rayonnantes comprenant 8 à 15 cellules internes, à parois épaisses et cellulosiques, et 2 ou 3 cellules externes, à parois fortement lignifiées, mais très minces.

Aux deux extrémités obtuses de la section, la production du liège *lgc* est très active et détermine la formation de gros bourrelets autour des faisceaux libéro-ligneux *flb''*. L'un d'eux a été représenté dans la figure 351 (A_2); on y voit le début de la couche subéreuse dans l'épiderme et l'écorce.

Le périderme normal *lgt* (en A_2, fig. 348) apparaît de place en place sur la face externe de la coupe, mais il n'acquiert jamais un grand développement.

Structure d'une galle pendant la deuxième année.

L'étude que nous venons de faire nous a montré comment la paroi de la galle se fend longitudinalement, puis s'étale en une lame concave, contenant les cinq faisceaux libéro-ligneux ; nous avons vu aussi comment s'opère la cicatrisation du côté de la cavité larvaire.

Il n'en est pas toujours ainsi. Etudions une galle âgée d'un an et demi. Sur une longueur de 2 centimètres environ, le rameau fendu a été transformé en une lame presque plane (E, fig. 352), dont les bords sont arrondis (A_5, fig. 356) ; la largeur de la lame est de 8 mm. et son épaisseur atteint 2,4 mm. La coupe transversale A_5 montre qu'elle contient trois gros faisceaux libéro-ligneux *flb*, *flb'*, *flb''*,

noyés au milieu d'une masse ligneuse irrégulièrement lignifiée qui affecte la forme générale de la galle.

Du côté convexe, l'écorce *éc* a une épaisseur régulière et presque normale. Elle est limitée, à l'extérieur, par un périderme peu développé *lgt*, ayant cinq ou six assises subéreuses et une ou deux assises de phelloderme. Les fibres *fc*, *fp* de toute cette région sont fort nombreuses ; on en trouve de petits amas dans l'écorce et dans le liber secondaire et de très gros amas dans le péricycle. Le bois secondaire *bs* est régulièrement développé et comporte de nombreux vaisseaux à large section entourés de cellules ligneuses et de fibres ligneuses, séparées elles-mêmes par des rayons médullaires également espacés. En somme, sur toute cette face convexe, la structure est à peu près normale, l'espacement seul des faisceaux étant beaucoup plus grand que dans la tige saine.

La face concave, qui correspond à l'ancienne cavité larvaire, présente encore des tissus placés dans le même ordre que sur l'autre face, mais leur structure est différente. Tandis que sur la paroi externe de la tige, il n'y avait en dehors du périderme que les débris peu importants de l'épiderme, on trouve sur cette autre face de nombreux amas cellulaires irréguliers. Ces amas ont été isolés par un puissant liège cicatriciel *lgc*, à contour sinueux, d'épaisseur variable, possédant des files de 2 à 12 cellules subéreuses et des rangées de phelloderme *ph* pouvant comprendre jusqu'à 25 assises de cellules. Ces longues files phellodermiques sont en contact direct avec le liber secondaire.

Vers le centre, la longue bande vasculaire concave est formée d'un bois secondaire *bs'*, assez irrégulier, composé surtout de fibres ligneuses, ne possédant que de rares vaisseaux et des rayons médullaires très espacés. Les files radiales de ce bois secondaire, non lignifiées au centre (en *bs''*), sont situées dans le prolongement des files radiales du bois secondaire *bs* de l'autre face. Enfin, chacun des gros faisceaux libéro-ligneux *flb*, *flb'*, *flb''* est en contact avec un petit îlot de cellules médullaires sclérifiées *m*, *m'*, *m''*.

Pour comprendre la structure bizarre de cette tige déformée, il faut étudier quelques coupes faites plus bas, en se rapprochant de la tige normale.

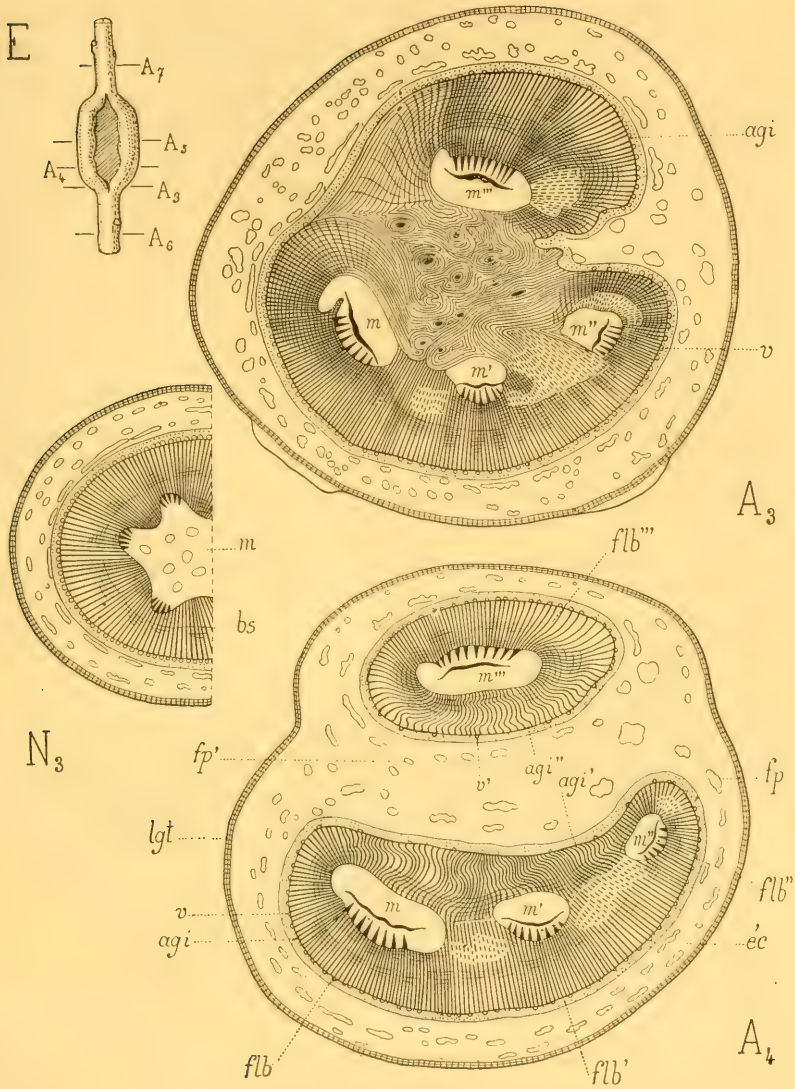


Fig. 352 (E). — Aspect d'une cécidie âgée de la tige de Peuplier blanc, présentant deux forts bourrelets cicatriciels (gr. 1).

Fig. 353 (N_3). — Schéma de la coupe transversale de la tige normale (gr. 15).

Fig. 354 (A_3). — Schéma de la coupe transversale de la cécidie, dans la région de raccord avec la tige (gr. 15).

Fig. 355 (A_4). — Schéma de la coupe transversale pratiquée un peu plus haut (gr. 15).

m, *m'*, *m''*, *m'''* moelle ; *flb*, *flb'*, *flb''*, *flb'''*, faisceaux libéro-ligneux ; *agi*, *agi'*, *agi''*, assises génératrices ; *bs*, bois secondaire ; *v*, *v'*, vaisseaux de printemps ; *fp*, *fp'*, fibres ; *éc*, écorce ; *lgt*, liège de la tige.

La figure 355 (A_4) représente une section transversale pratiquée au niveau où brusquement la tige s'élargit en une lame ligneuse. L'ensemble de la coupe a un peu l'aspect du chiffre 8. La boucle inférieure, beaucoup plus large que l'autre, a 4,6 mm. de diamètre ; elle est presque circulaire et contient une masse vasculaire, munie de trois gros faisceaux libéro-ligneux *flb*, *flb'*, *flb''*, rappelant tout à fait par sa forme, mais avec des dimensions moindres, celle que nous venons d'étudier. La partie convexe de cette masse vasculaire est en contact avec une écorce régulière *éc* ; elle est formée de bois secondaire normal et présente le long de son assise génératrice interne *agi* une rangée de gros vaisseaux de printemps *v*, assez rapprochés les uns des autres. Dans la région concave, au contraire, le bois secondaire est très irrégulier, ses rayons médullaires sont contournés et les vaisseaux du bois de printemps *v'* y sont peu nombreux et très espacés.

La boucle supérieure est aplatie et contient un anneau de bois secondaire entourant un gros faisceau libéro-ligneux isolé *flb'''*.

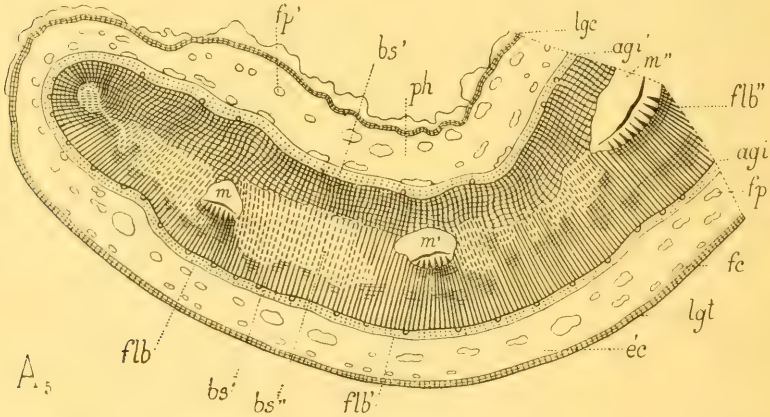


Fig. 356 (A_5). — Schéma de la coupe transversale médiane de la cécidie (gr. 15). Mêmes lettres que dans la figure précédente ; *bs'*, *bs''*, bois secondaire anormal ; *ph*, phelloderme ; *lgc*, liège cicatriciel ; *fc*, fibres.

Entre les deux masses vasculaires, c'est-à-dire entre les deux assises génératrices *agi'*, *agi''* appartenant à ces deux masses, le tissu qui les sépare contient de nombreux amas de fibres péricycliques *fp'*. C'est dans cette région que l'assise génératrice externe *lgt*, qui entoure toute la coupe, s'établit au niveau de A_3 et produit

le large et sinueux liège cicatriciel signalé plus haut : le petit amas vasculaire *flb'''* alors isolé disparaît.

En se rapprochant de la portion normale de la tige, en A_3 (fig. 354), la section devient presque circulaire et conserve à peu près le même diamètre. Les deux gros amas vasculaires sont réunis l'un à l'autre, tout au moins d'un côté, et entourés d'une assise génératrice interne *agi* presque circulaire ; cette assise produit partout de gros vaisseaux de bois de printemps *v*, également espacés, ce qui indique un fonctionnement régulier.

La région transversale qui séparait les deux amas vasculaires est complètement modifiée : elle comprend un enchevêtrement de cellules très courtes et de longues cellules lignifiées qui lui donnent un aspect filamenteux rappelant la texture des roches appelées serpentines. Ce tissu spécial occupe toute la région comprise entre les portions de moelle sclérifiée *m*, *m'*, *m''*, *m'''* qui existent au dos des gros faisceaux libéro-ligneux *flb*, *flb'*, *flb''*, *flb'''* ; il est composé de longues fibres ligneuses de bois secondaire *fb* (en A_3, fig. 357), allongées, pointues aux deux bouts, enveloppant des paquets de cellules médullaires *rm* et de cellules ligneuses *cb*, courtes, à parois ponctuées et lignifiées. Comme du reste cette structure serpentineuse existe non seulement dans le plan perpendiculaire à l'axe de la tige, mais aussi dans l'espace, il en résulte que les coupes comportent des sections longitudinales, obliques et transversales de toutes ces fibres et de toutes ces cellules. Le diamètre des fibres est de 17μ en moyenne.

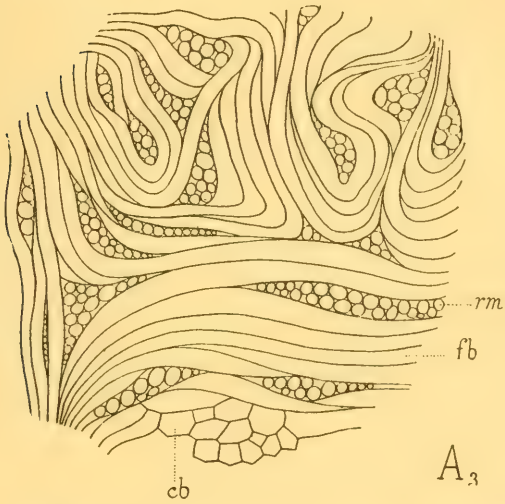


Fig. 357 (A_3). — Partie du tissu sinueux représenté dans la figure 354 : *fb*, *cb*, fibres et cellules ligneuses; *rm*, cellules médullaires (gr. 150).

Si l'on suit ces fibres à droite et à gauche suivant le diamètre horizontal de la coupe (fig. 354), on les voit se réunir au bois secondaire normal qui enveloppe à l'extérieur les deux gros amas vasculaires.

On doit donc admettre, pour comprendre la formation de ce singulier tissu, que les rayons médullaires de l'anneau vasculaire de la tige, situés à l'extrémité d'un même diamètre, se sont hyperplasiés et que les assises génératrices internes s'y sont établies.

Du fonctionnement de ces dernières est résulté un abondant bois secondaire sinueux, serpentineux, qui a occupé tout l'axe de la tige. La moelle s'est trouvée ainsi séparée en quatre tronçons adossés aux faisceaux vasculaires.

Influence de la galle sur la ramification.

Voyons d'abord quelle est l'influence de la galle sur la structure de la tige qui la porte et comparons pour cela deux coupes pratiquées en A_6 et A_7 (E_3, fig. 352).

Au-dessous de la galle, la tige est fortement influencée ; elle est raccourcie et épaissie ; le bois secondaire, les fibres péricycliques et corticales, l'écorce sont plus développés qu'au-dessus de la cécidie ; la moelle contient de nombreuses fibres arrondies.

Il n'en est plus de même dans la moelle du rameau qui surmonte la galle, car on y trouve, comme dans la tige normale, de grandes cellules claires, alignées en files irrégulières et entourées d'autres cellules plus petites.

L'influence de la galle peut se faire sentir sur la structure du rameau, non seulement dans ses environs immédiats, mais encore plus haut sur la ramification elle-même. Dans le cas de la galle de deux ans, nous avons vu disparaître un gros faisceau au niveau où la tige s'étale en une lame. Cette disparition entraîne une diminution notable dans l'irrigation de toute une face de la tige et les petits rameaux latéraux qui se développent de ce côté ne le font qu'avec peine. C'est ce que montrent les figures 358 (R_1) et 359 (R_2). Pour le rameau R_2, la galle est fendue et ouverte à droite : toutes les branches émises de ce côté sont courtes et peu feuillues. Dans l'échantillon R_1, placé à côté, la cavité larvaire a fendu le rameau en avant et en arrière : les petites branches latérales se sont seule-

ment développées à droite et à gauche, le long des deux génératrices opposées non brisées, et se sont disposées dans le plan médian séparant les deux blessures.

R_1 R_2

Fig. 358 (R_1). — Rameau de Peuplier blanc portant à la base une cécidie fendue en avant et en arrière ; la ramification a lieu dans un plan (gr. 0,2).

Fig. 359 (R_2). — Rameau du même arbre portant à la base une cécidie fendue à droite ; les branches de droite sont atrophiées (gr. 0.2).

L'étude anatomique confirme ces dispositions de morphologie externe et les faisceaux libéro-ligneux se montrent toujours, dans les sections pratiquées très haut au-dessus de la cécidie, moins développés du côté où les petits rameaux sont restés courts. J'ai pu, du reste, reproduire expérimentalement des déformations semblables de la ramification en incisant de jeunes branches assez profondément pour détruire une partie de l'anneau vasculaire ; du côté incisé, les bourgeons n'ont fourni que de courts rameaux.

2° Galle du pétiole.

La structure du pétiole de Peuplier blanc est compliquée et de plus varie avec le niveau que l'on considère ; aussi bien est-il nécessaire de comparer la coupe transversale de la cécidie faite à 2 mm. du point d'attache du pétiole (fig. 360, en A_8) à une coupe identiquement placée dans le pétiole sain (fig. 360, en N_8).

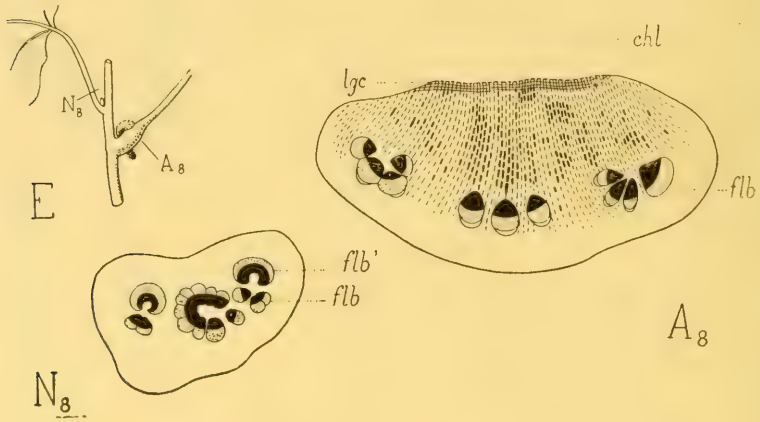


Fig. 360 (E). — Aspect de la cécidie du pétiole de Peuplier blanc (gr. 1).
Fig. 361 (N_8). — Coupe transversale schématique du pétiole sain (gr. 15).
Fig. 362 (A_8). — Coupe transversale schématique du pétiole parasité, pratiquée un peu latéralement par rapport à la chambre larvaire *chl* (gr. 15).
flb, *flb'*, faisceaux libéro-ligneux ; *lgc*, liège cicatriciel.

La section du *pétiole normal* (N_8, fig. 361) est irrégulière et un peu concave; elle comporte quatre bandes de tissu cortical lacuneux et, au centre, trois groupes de petits faisceaux libéro-ligneux disposés en cercle : deux groupes latéraux *flb'* et un groupe médian *flb*, plus développé que les autres.

Le *pétiole hypertrophié* (A_8, fig. 362) est beaucoup plus large que le pétiole normal (3,6 mm. au lieu de 1,8) ; le côté en contact avec la larve a été dévoré et la moitié qui reste est convexe. On y distingue encore très bien trois groupes de faisceaux libéro-ligneux peu déformés correspondant aux moitiés inférieures des trois groupes du pétiole sain. Entre la cavité larvaire et ces faisceaux, il existe

tout un tissu formé de longues files parallèles de cellules à parois cellulosiques, entremêlées de quelques éléments lignifiés. Ces cellules contournent les faisceaux libéro-ligneux et s'étendent dans les espaces interfasciculaires.

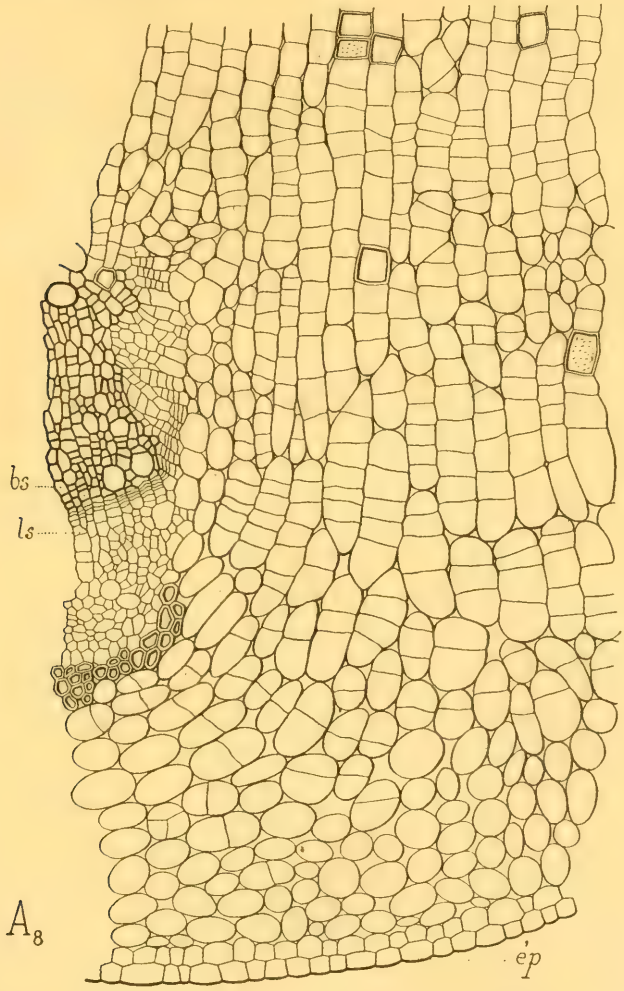


FIG. 363 (A8). — Partie gauche d'un faisceau libéro-ligneux (*bs*, *ls*) de la cécidie pétiolaire du Peuplier blanc, montrant l'actif cloisonnement de la région interfasciculaire ; *ép*, épiderme (gr. 150).

Les faisceaux restés réguliers se montrent simplement hypertrophiés ; leurs assises génératrices internes produisent du tissu

secondaire, mais ne fonctionnent pas en dehors d'eux. L'origine des files cellulaires est donc dans les faisceaux qui ont servi de nourriture à la larve et qui, étant les plus rapprochés de la cavité larvaire, ont été soumis à une action cécidogène intense ; les assises génératrices internes ont produit d'abondants tissus secondaires dans les faisceaux, puis elles ont provoqué le cloisonnement actif de toutes les cellules situées en dehors.

La figure 363 (A_8) représente le cloisonnement qui s'opère dans la région comprise entre un faisceau libéro-ligneux du groupe médian et le faisceau le plus rapproché du groupe latéral de droite. Les cellules de la partie supérieure du dessin ont tendance à s'isoler les unes des autres; quelques-unes d'entre elles sont lignifiées et leurs parois épaissies sont ponctuées. Dans la région inférieure du dessin, près de l'épiderme *ép*, des mâcles nombreuses apparaissent dans les jeunes cellules en voie de division.

Enfin, lorsque la larve a abandonné la galle, du tissu cicatriciel se développe en une large bande le long du tissu hyperplasié bordant la cavité larvaire.

En résumé, sous l'influence du *Gypsonoma aceriana*, la tige du *Populus alba* présente les modifications suivantes:

1° *L'action cécidogène se faisant sentir également dans toutes les directions détermine l'hyperplasie de la moelle et la production d'un renflement ayant un axe de symétrie ;*

2° *Les faisceaux libéro-ligneux sont très hypertrophiés et séparés par un abondant tissu secondaire non lignifié ;*

3° *Après le départ de la larve, la tige se fend et s'aplatit en une lame qui se cicatrise du côté de la cavité larvaire ;*

4° *Si l'atrophie de quelques faisceaux libéro-ligneux se produit, il en résulte un arrêt de développement pour les rameaux qui en dépendent.*

Pinus silvestris L.

Cécidie produite par l'*Evetria (Retinia) resinella* L.

Parmi les Microlépidoptères de la famille des Tortricides qui s'attaquent aux Pins, et surtout au *Pinus silvestris*, on peut signaler les espèces du genre *Retinia*. L'une d'entre elles, *Retinia resinella* L., est surtout intéressante parce qu'elle produit, un peu au-dessous d'un verticille de jeunes rameaux (E, fig. 364), un gros amas résineux, qui lui a valu de la part des auteurs allemands le nom de « Kiefernharzgallenwickler ».

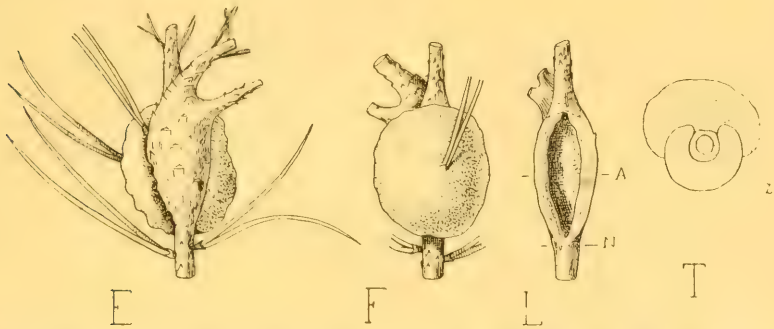


Fig. 364 (E). — Aspect extérieur de la cécidie résineuse de la tige du Pin silvestre (gr. 0,5).

Fig. 365 (F). — La même cécidie, vue sur l'autre face (gr. 0,5).

Fig. 366 (L). — La même cécidie, la résine ayant été enlevée (gr. 0,5).

Fig. 367 (T). — Schéma de la coupe transversale de la galle résineuse ; *z*, larve (gr. 0,5).

Frappé de la dénomination de Harzgalle donnée à cette abondante production de résine, je me suis demandé si la plante ne réagissait pas autrement et j'ai recherché la déformation. De nombreux exemplaires existaient l'année passée sur les branches des Pins de six à dix ans qui croissent dans le parc du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau. J'ai pu ainsi très vite me convaincre qu'au niveau de l'amas résineux la tige s'était énormément hyperplasiée (E, fig. 364) et qu'elle avait répondu à l'action cécidogène non seulement en sécrétant de la résine, mais encore en accroissant ses tissus. La déformation est donc bien une cécidie puisqu'il y a pro-

duction de tissu nouveau et par ce fait mérite de prendre rang dans les catalogues descriptifs.

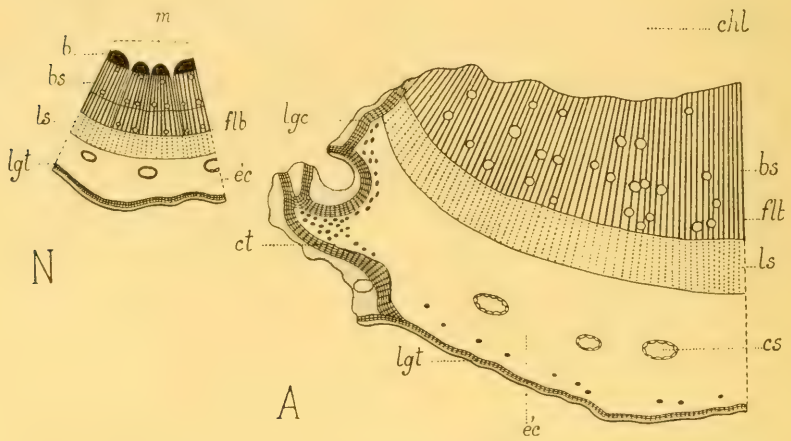


Fig. 368 (N). — Coupe transversale schématique de la tige normale de Pin (gr. 15).
Fig. 369 (A). — Coupe transversale schématique de la cécidie caulinaire de la même plante (gr. 15).

m, moelle ; *flb*, anneau vasculaire ; *b*, *bs*, bois ; *ls*, liber ; *éc*, écorce ; *cs*, canal sécréteur ; *ct*, cellule à tanin ; *lgt*, liège de la tige ; *lgc*, liège cicatriciel ; *chl*, chambre larvaire.

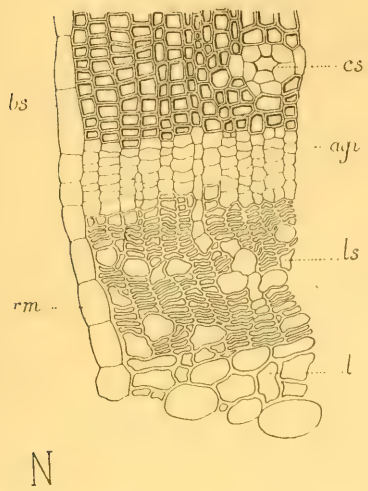
C'est en mai, ou plus rarement au commencement de juin, que la femelle dépose un œuf à la base d'un verticille ; la petite chenille qui en sort s'enfonce dans l'écorce, puis gagne la moelle et s'y établit. La tige, détruite sur une faible longueur, réagit alors, hyperplasie ses tissus et sécrète une abondante résine qui ferme la plaie. En automne la galle résineuse a la grosseur d'un pois ; l'année suivante elle atteint la taille d'une noix.

Structure de la galle. — Une coupe transversale pratiquée dans la cécidie a la forme d'un fer à cheval (en T, fig. 367) ; dans la partie concave, la larve a dévoré toute la moelle et une partie du bois. L'épaisseur de la paroi gallaire est de 2,7 mm., alors que dans la tige normale l'écorce et l'anneau libéro-ligneux réunis n'atteignent en tout que 0,13 mm.

L'*écorce anormale éc* (en A, fig. 369) est au moins deux fois plus épaisse que celle de la tige saine. Ses canaux sécréteurs *cs* acquièrent un diamètre double ; la résine est, en effet, fort abondante dans les

cellules externes de l'écorce où elle se présente en gouttelettes arrondies au milieu des grains d'amidon.

C'est aux deux extrémités de la coupe que les modifications les plus importantes se produisent dans l'écorce : une couche très épaisse de liège *lgc*, en relation avec le périderme sous-épidermique



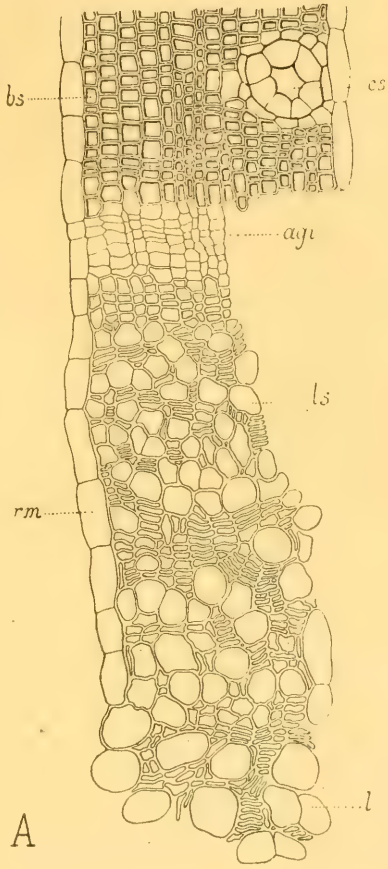


Fig. 370 (N). — Partie des formations secondaires de la tige normale de Pin (gr. 150).

Fig. 371 (A). — Région correspondante de la cécidie caulinaire de la même plante (gr. 150).

agi, assise génératrice interne ; *bs*, bois secondaire ; *l*, *ls*, liber ; *rm*, rayon médullaire ; *cs*, canal sécréteur.

de la tige *lgt*, vient cicatriser la blessure faite par la larve ; le bord irrégulier de la plaie est ainsi isolé par la couche subéreuse et ses cellules meurent après s'être teintées en marron. Aux environs du tissu cicatriciel il y a de gros amas de tanin *ct* formant une couche presque continue ; dans l'écorce proprement dite, on ne les trouve plus que de place en place.

L'anneau vasculaire flb est très hypertrophié, comme le montrent les figures 370 (N) et 371 (A). En A, l'assise génératrice interne a fonctionné très activement et produit de nombreuses assises de bois secondaire *bs* dont les cellules sont un peu plus petites, mais en plus grand nombre et à parois plus épaisses que dans la tige normale ; les canaux sécréteurs *cs* de ce tissu sont hypertrophiés (75 μ de diamètre au lieu de 45 μ), plus réguliers et possèdent de grosses cellules sécrétrices gonflées de résine. Quant au liber secondaire *ls* de la tige anormale, il est très développé et atteint une épaisseur presque trois fois supérieure à l'épaisseur normale : il possède un grand nombre de tubes criblés qui sont entourés de petites cellules libériennes, à parois épaisses, plus irrégulièrement empilées que dans la tige normale, mais moins aplaties.

En résumé, sous l'influence de l'*Evetria resinella*, la tige du *Pinus silvestris* présente les modifications suivantes :

1° *Hyperplasie du tissu cortical ;*

2° *Fonctionnement exagéré de l'assise génératrice interne ;*

3° *Hypertrophie des canaux sécréteurs.*

Résumé du Chapitre IV, relatif aux cécidies caulinaires produites par un parasite situé dans la moelle

Caractères communs. — Les caractères communs que présentent les quinze cécidies étudiées dans ce chapitre sont les suivants :

1° Le parasite est situé dans la moelle ;

2° L'action cécidogène qu'il engendre excite la multiplication des cellules médullaires ; celles-ci se bourrent de matières de réserve et servent de nourriture au parasite ;

3° Le tissu gallaire formé se développe uniformément dans tous les sens, par suite de la situation axiale du parasite, et produit une cécidie fusiforme ayant un axe de symétrie confondu avec celui de la tige ;

4° L'action cécidogène s'étend aussi à l'anneau libéro-ligneux, qui est hypertrophié ou dissocié et à l'écorce.

Le mode de formation des galles de ce chapitre est représenté schématiquement par la figure 372; l'action cécidogène α et la réaction végétale ρ agissent suivant les mêmes directions.

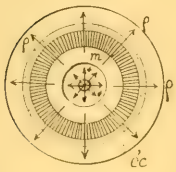


Fig. 372. — Schéma indiquant les relations qui existent entre la tige et le parasite, quand celui-ci est situé dans la moelle *m*; *éc*, écorce; α, action cécidogène; ρ, réaction végétale.

Ressemblances. — La cécidie de l'*Arabis Thaliana* se distingue de toutes les autres parce qu'elle possède un plan de symétrie comme les galles des chapitres précédents: cela tient à la situation latérale de la cavité larvaire qui se trouve adossée à l'anneau vasculaire.

Mais cette symétrie est exceptionnelle. L'hyperplasie qui se produit dans toutes les directions donne aux autres cécidies de ce chapitre l'aspect fusiforme que nous leur connaissons. C'est ce que nous présentent nettement les galles du *Potentilla reptans*, de l'*Hieracium umbellatum* et de l'*Hypochœris radicata*, produites par des larves d'*Aulax*. Ces trois hyménoptérocécidies, de même que presque toutes les galles de Cynipides, possèdent autour de leur cavité larvaire deux zones très nettes formées de tissu nourricier et de tissu protecteur; les deux premières galles présentent aussi des faisceaux d'irrigation très développés qui assurent la nutrition de ces tissus. La diptérocécidie de l'*Atriplex Halimus* possède ces mêmes zones et en même temps de grandes ressemblances avec l'hyménoptérocécidie de l'*Hypochœris radicata*; les deux galles se développent, en effet, sur les pédoncules floraux et, dans toutes les deux, l'assise génératrice interne fonctionne difficilement en dehors des faisceaux libéro-ligneux primaires: l'irrigation des tissus gallaires est alors assurée par l'allongement radial des éléments du bois primaire, des cellules périmédullaires et des cellules internes de la moelle.

Ce sont encore des larves de diptères qui déforment les tiges de l'*Eryngium campestre* et les ombelles du *Torilis Anthriscus*.

Les trois coléoptérocécidies étudiées ensuite sur le *Sedum Telephium*, l'*Atriplex Halimus* et l'*Ulex europæus* portent l'empreinte d'une puissante action cécidogène: non seulement leur moelle est fortement hyperplasiée, mais encore l'hypertrophie accentuée de

leurs rayons médullaires amène la dissociation de l'anneau vasculaire en petits tronçons. Nous avons vu que l'assise génératrice interne de ces portions vasculaires a tendance à fonctionner autour de la partie ligneuse et à former de petits faisceaux cylindriques isolés. C'est dans la galle du *Sedum* que ce phénomène se manifeste avec le plus d'intensité.

L'isolement des faisceaux se retrouve encore dans la diptérocécidie de l'*Ephedra distachya* : les assises génératrices internes ne fonctionnent pas entre les faisceaux qui sont peu à peu entourés d'une couche subéreuse.

Enfin, les quatre dernières galles étudiées dans ce chapitre sont produites par des Chenilles et leurs cavités larvaires sont vastes. Les cécidies de l'*Epilobium montanum* et de l'*Epilobium tetragonum* sont caractérisées par le grand développement que prend le liber interne de la tige ; celles du *Populus alba* et du *Pinus silvestris* ont le caractère commun de se fendre longitudinalement et de présenter d'actives cicatrisations.

Passage aux Acrocécidies. — Nous avons vu, dans ce quatrième chapitre, que la longueur de l'entre-nœud parasité n'est pas altérée en général ; les galles étudiées sont donc bien des Pleurocécidies, surtout si elles ne contiennent qu'une seule cavité larvaire. Mais il est facile de comprendre que dans les *cécidies multiloculaires*, où les parasites sont parfois très nombreux, un raccourcissement de l'entre-nœud ou même de plusieurs peut se produire ; une galle qui est nettement une pleurocécidie quand elle est uniloculaire devient une acrocécidie si elle possède plusieurs loges.

Une autre cause, tenant à la position des parasites plutôt qu'à leur nombre, peut encore amener un raccourcissement dans les entre-nœuds de la tige. L'action cécidogène émanée du ou des parasites situés dans la moelle s'exerce sur l'anneau libéro-ligneux tout entier et non sur une partie seulement comme nous l'avons vu dans les chapitres précédents ; les entre-nœuds qui surmontent la région parasitée reçoivent moins de nourriture, ne se développent pas autant qu'ils l'auraient fait à l'état normal et constituent alors des déformations ayant des caractères de cécidies terminales, c'est-à-dire d'acrocécidies.

Il en est ainsi, par exemple, pour les rameaux de l'*Atriplex Halimus* munis de la grosse Coléoptérocécidie que nous avons décrite :

la petite tige qui surmonte la galle reste courte tant que le parasite n'est pas éclos ; elle croît ensuite. Les pédoncules florifères de l'*Hypochœris radicata* sont parfois complètement raccourcis par de gros renflements multiloculaires.

De telles galles servent de transition entre les cécidies caulinaires latérales et les cécidies caulinaires terminales que nous étudierons dans un prochain travail.

CHAPITRE V.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL DES MODIFICATIONS APPORTÉES PAR LES GALLES AUX TISSUS DES TIGES

Dans les quatre chapitres qui précèdent, nous avons décrit avec quelques détails un certain nombre de cécidies caulinaires et nous en avons déduit les caractères généraux qu'elles présentent lorsqu'on les groupe ainsi.

C'est seule la position du parasite, par rapport aux diverses régions de la tige, qui nous a guidé dans cette division en chapitres où nous avons réuni des cécidies offrant des caractères communs bien qu'elles fussent produites par des animaux souvent très différents comme nature, comme taille et comme nombre. Ainsi, rappelons que dans le Chapitre III nous avons groupé ensemble des Diptérocécidies, des Hyménoptérocécidies et des Coléoptérocécidies.

Il existe pourtant quelques ressemblances entre les galles produites par des animaux appartenant aux mêmes groupes zoologiques. C'est ainsi que : 1° les Lépidoptères *(Coleophora*, *Mompha*, etc.) ont toujours de grosses larves et forment des cécidies médullaires uniloculaires, munies d'une ample cavité larvaire ; 2° les Hémiptères (*Asterolecanium*, *Chermes*, etc.), ne pouvant pénétrer dans les tissus, sont tous des ectoparasites fixés contre l'épiderme.

Mais, le plus souvent, des parasites appartenant à des genres peu éloignés ou constituant des espèces voisines ne produisent pas des cécidies identiques, c'est-à-dire ayant même origine : l'*Aulax Latreillei* et le *Xestophanes potentillæ*, qui appartiennent cependant à deux genres très voisins, habitent des cécidies dérivant l'une de l'assise génératrice d'un faisceau libéro-ligneux, l'autre de la moelle ; le *Ceuthorrhynchus pleurostigma*, étudié plus haut,

produit l'hyperplasie du méristème vasculaire tandis que le *Ceuthorrhynchus atomus* loge dans la moelle.

Des différences analogues existent parmi les genres de Diptères gallogènes : les larves de *Perrisia*, dont nous avons suivi l'évolution dans ce travail, sont toujours externes et se laissent envelopper par les tissus hyperplasiés ; celles de *Lasioptera* (p. ex. : *L. eryngii*) sont obligées de suivre un long parcours au travers des tissus corticaux pour gagner l'endroit de la moelle où elles s'arrêtent ; enfin, les autres larves de Diptères que nous avons vues plus haut (*Rhabdophaga, Contarinia*, *Agromyza*) préfèrent pour évoluer les tissus de l'assise génératrice interne de la tige.

Il n'était donc pas possible de songer à caractériser les cécidies caulinaires classées d'après la nature des parasites et à chercher des caractères communs pour les Diptérocécidies, les Hyménoptérocécidies, les Coléoptérocécidies, etc....

C'est du reste un fait bien connu que, sur un végétal donné, le même parasite peut produire des cécidies très différentes, selon la région de la plante qu'il attaque. On sait que le *Phylloxera vastatrix* engendre sur la racine et la feuille du *Vitis vinifera* deux cécidies bien différentes ; tous les Cécidologues ont présent à la mémoire les fameuses générations, dites alternantes, des Cynipides où l'animal sexué et sa larve produisent sur le même Chêne des galles complètement distinctes.

Le développement et la forme de la cécidie dépendent donc surtout de la position du cécidozoaire par rapport aux tissus de la tige : c'est ce qui nous a fait adopter la division en quatre chapitres admise dans cette étude anatomique.

*
* *

Il est utile maintenant que nous résumions en quelques pages les modifications apportées par les pleurocécidies caulinaires :

1° Aux tissus des tiges ;

2° Aux inflorescences ;

3° Aux pétioles.

Modifications apportées par les Galles aux tissus des tiges.

I. Épiderme.

Modifications dans les dimensions.

Le plus souvent, les galles de la tige sont recouvertes complètement par l'épiderme ; parfois, leur surface est craquelée, comme c'est le cas pour les cécidies du *Potentilla reptans*, du *Rubus fruticosus*, du *Cytisus albus*, etc.

Afin de recouvrir la surface de la tige parasitée, l'épiderme doit suivre :

1° L'accroissement du rayon de la tige. — Rappelons que les cellules épidermiques normales sont comprimées les unes contre les autres et affectent la forme de parallélépipèdes rectangles : la face externe du prisme comporte la largeur (arête horizontale) et la longueur (arête verticale) ; une des faces horizontales comporte la largeur (arête tangentielle) et l'épaisseur (arête radiale).

L'accroissement du rayon de la tige, amène dans les cellules épidermiques :

α. *L'augmentation de l'épaisseur*, c'est-à-dire une simple hypertrophie radiale. Exemple : cécidies du *Brachypodium* (fig .34) et du *Sisymbrium*.

β. *Le cloisonnement parallèle à la face externe*. Nous n'avons rencontré cette hyperplasie régulière que dans les tiges parasitées des Papilionacées (*Cytisus* et *Sarothamnus*) où elle dénote simplement l'apparition précoce du périderme normal (voir fig. 177).

2° L'accroissement de la circonférence de la tige. — Il peut y avoir :

α. *Augmentation de la largeur*, c'est-à-dire simple hypertrophie tangentielle, comme dans les cécidies du *Sarothamnus* (fig. 138), du *Quercus coccifera* (fig. 145), du *Populus Tremula*, de l'*Eryngium*, du *Glechoma*, du *Sisymbrium*, de l'*Hieracium*, etc.

β. *Cloisonnement parallèle à une face latérale* par une ou plusieurs cloisons radiales. C'est le cas le plus général et l'on peut citer les cécidies du *Tilia* (fig.90), de l'*Hypochœris*, de l'*Atriplex*.

Le plus souvent, l'épaisseur ne varie pas ; les cellules augmentent en nombre, mais conservent les dimensions des cellules normales.

3° L'ACCROISSEMENT EN LONGUEUR DES GÉNÉRATRICES DE LA TIGE.— Cette modification s'étudie en regardant l'épiderme de face ; il peut y avoir :

α. *Augmentation de la longueur*, ce qui se présente assez rarement : galle du *Tilia*.

β. *Augmentation de la longueur suivie de l'apparition d'une ou de plusieurs cloisons horizontales*. Les cellules épidermiques produites retrouvent à peu près leurs dimensions primitives. Les exemples sont nombreux : cécidies du *Potentilla hirta*, du *Cytisus*, du *Sisymbrium*, du *Potentilla reptans*, etc.

En résumé, toutes ces modifications font que les cellules épidermiques tendent à devenir polygonales, isodiamétriques et que leurs files longitudinales perdent de leur régularité.

Modifications dans la structure.

Cuticule. — La paroi externe des cellules épidermiques des cécidies devient très épaisse en général et ne se cutinise pas.

Notons encore, qu'au contact du parasite, les cellules épidermiques accroissent peu leur taille et se lignifient très rapidement. Nous en avons vu un exemple dans la cécidie du *Brachypodium silvaticum*.

Stomates. — En général, les stomates augmentent peu leurs dimensions et leur nombre, sauf dans les cécidies où le tissu chlorophyllien devient très abondant ; ils sont écartés les uns des autres par l'hyperplasie des cellules épidermiques et leurs files perdent leur régularité.

Poils. — Le plus souvent ils augmentent en nombre et en taille, comme dans la cécidie de l'*Atriplex* ; ils sont plus nombreux et plus courts à la surface de la galle du *Tilia*.

II. Écorce.

Modifications dans les dimensions.

Obligée de suivre l'accroissement en volume du cylindre central de la tige, l'écorce peut parfois se crevasser ; c'est ce qui se produit dans la galle du *Potentilla reptans*, en face de petits amas fibreux péricycliques qui arrêtent l'action cécidogène et empêchent la multiplication des cellules corticales (voir page 279, fig. 211).

En général, l'écorce hyperplasie ses tissus ; elle subit un accroissement en épaisseur et un accroissement en largeur.

1° Accroissement radial de l'écorce. — Cet accroissement est peu important dans la plupart des cas ; aussi ne prend-il de l'intérêt que quand il s'exagère. Il s'opère :

α. *Par simple allongement.* C'est ce que nous avons vu dans la cécidie du *Brachypodium* (fig. 34).

β. *Par l'allongement des cellules corticales en longs poils.* Le plus bel exemple à citer est celui de la galle du *Tilia* (fig. 90) ; on trouve encore une telle déformation dans la diptérocécidie de l'*Atriplex* (fig. 253), dans les galles de l'*Hypochœris* (fig. 247) et du *Quercus coccifera*.

γ. *Par le fonctionnement d'un périderme cortical.* Nous avons vu un périderme sous-épidermique apparaître dans les galles du *Fraxinus* (fig. 41), du *Quercus coccifera* (fig. 145), du *Cytisus* (fig. 177), etc., et y produire de longues files radiales un peu irrégulières composées de grosses cellules hypertrophiées.

2° Accroissememt tangentiel de l'écorce. — Dans toutes les cécidies caulinaires, les cellules corticales s'allongent tangentiellement et prennent de une à huit cloisons radiales. Souvent, comme dans la cécidie de l'*Hieracium* et surtout dans celle de l'*Eryngium* (fig. 258), les parois des cellules primitives deviennent très épaisses, restent cellulosiques et bien distinctes des cloisons secondaires.

Modifications dans la structure.

1° L'ÉCORCE DEVIENT PLUS HOMOGÈNE. — Cette transformation se produit par :

α. *Dispersion et isolement des fibres corticales*, comme dans la galle de l'*Ephedra* (fig. 330) ;

β. *Disparition du tissu chlorophyllien et du tissu lacuneux*, comme dans les cécidies du *Brachypodium* (fig. 34) et de l'*Eryngium* ;

γ. *Disparition du collenchyme*, vu dans la cécidie du *Glechoma* ;

δ. *Cloisonnement des cellules corticales* qui s'opère d'abord dans deux directions perpendiculaires, puis dans tous les sens. Lorsque l'action parasitaire se fait sentir sur les cellules un peu âgées et déjà quelque peu différenciées, la paroi de la cellule primitive reste cellulosique et beaucoup plus épaisse que les cloisons secondaires. Nous avons rencontré de pareils cloisonnements dans les cécidies du *Cytisus* (fig. 177), de l'*Epilobium montanum* (fig. 337) et dans l'Eriophyidocécidie du *Pinus silvestris* (page 192) ;

ε. *Altération des canaux sécréteurs.* En général, les canaux sécréteurs résistent beaucoup à l'action parasitaire, comme du reste à tous les agents extérieurs. Aussi peuvent-ils conserver leur structure normale et leur taille ordinaire au milieu du tissu hyperplasié qui constitue la galle. Nous en avons vu des exemples dans les cécidies du Pin (fig. 79) et du Lierre (fig. 5).

Pourtant, si l'action parasitaire se fait sentir de bonne heure quand les canaux sont encore jeunes, peu différenciés, et qu'ils n'ont pas acquis leur taille définitive, il peut y avoir :

Déformation des cellules de la gaîne qui modifient leur contour ou bien se cloisonnent, comme dans la cécidie du *Pinus silvestris* (fig. 80, en *g*) ;

Déformation des cellules sécrétrices qui parfois se cloisonnent activement et comblent la lumière du canal par un tissu compact. Nous en avons vu de beaux exemples dans les galles de l'*Eryngium* (fig. 266, 272) et surtout du *Pinus* (fig. 80, en *cs*).

2° CERTAINS TISSUS SE DÉVELOPPENT ÉNORMÉMENT. — Tels sont le tissu sécréteur, le tissu chlorophyllien, les cellules à tanin, le collenchyme, etc.

α. *Tissu sécréteur*. Il peut y avoir :

Augmentation considérable du diamètre des canaux sécréteurs normaux. Ainsi, dans la cécidie du *Pinus*, le diamètre des canaux sécréteurs devient double.

Apparition d'un tissu sécréteur, comme dans la cécidie du *Chermes abietis* (fig. 51), à la base des feuilles hyperplasiées.

β. *Cellules à gomme*, *cellules à tanin*. Pour les premières, il y a un énorme accroissement de taille et de nombre (*Tilia*) ; quant aux autres, leur nombre est plus grand, mais leur disposition plus irrégulière (*Sedum*).

δ. *Tissu chlorophyllien*. Il est très abondant dans les cécidies du *Sarothamnus* et du *Torilis*.

γ. *Collenchyme*. Bien développé dans les galles de l'*Eryngium*, du *Torilis*, etc.

III. Faisceaux libéro-ligneux.

Les faisceaux libéro-ligneux ont un *rôle physiologique* très important dans la galle, puisqu'ils assurent le développement des divers tissus hyperplasiés et par suite la nutrition de la larve ; nous détaillerons cette étude un peu plus loin, dans nos Conclusions générales, et nous n'insisterons ici que sur le *rôle mécanique* des faisceaux.

Modifications apportées à l'anneau vasculaire.

Toutes les tiges examinées dans ce travail possèdent un anneau vasculaire continu, composé de faisceaux libéro-ligneux réunis entre eux par des formations secondaires. L'action cécidogène agissant sur cet anneau y amène l'hyperplasie des rayons médullaires, quelle que soit la place occupée par le parasite ; dans ces conditions, l'anneau vasculaire peut rester continu ou être dissocié.

1° Hyperplasie faible des rayons médullaires ; l'anneau vasculaire reste entier. — Les faisceaux libéro-ligneux de la tige, situés du côté du parasite, augmentent beaucoup en taille et en nombre ; de plus, leur déformation est fonction de leur éloignement du cécidozoaire.

α. Augmentation des dimensions du faisceau, provenant des causes suivantes :

Fonctionnement plus actif que d'ordinaire de l'assise génératrice interne et production de nombreux tissus secondaires, liber secondaire et bois secondaire, ce dernier non lignifié. C'est sans doute la présence du parasite et la production de nombreux tissus gallaires en voie de multiplication qui rendent nécessaire un appel de sève brute ou de sève élaborée et par suite l'augmentation des tissus secondaires.

Dans toutes les cécidies étudiées nous avons assisté, au moins aux environs immédiats du parasite, à ce fonctionnement exagéré de l'assise génératrice interne, mais c'est surtout dans les cécidies du troisième chapitre qu'il a atteint son plus fort développement.

Taille plus grande acquise par les éléments des tissus secondaires ; se présente dans toutes les cécidies étudiées.

Production plus abondante de fibres ligneuses ; nous en avons trouvé surtout dans la galle du *Pinus silvestris* (page 193), dans celle du *Picea excelsa* (fig. 65) ; ces fibres rendent moins distinctes les couches annuelles.

Production plus abondante de fibres libériennes ; nous en avons vu dans la cécidie du *Tilia* (fig. 88).

Hypertrophie du parenchyme ligneux, qui écarte les files de vaisseaux primaires les unes des autres et parfois détruit leur alignement ; citons comme exemple la cécidie de l'*Hieracium* (fig. 236) et celle du *Potentilla reptans* (fig. 221).

Hypertrophie et éloignement radial des vaisseaux ligneux primaires. Les vaisseaux primaires les plus anciens, étirés par suite de l'allongement de la tige, ont diminué de diamètre ; ils se présentent, dans les cécidies, isolés des cellules du parenchyme qui sont convexes et saillantes de leur côté. Il y a là une accentuation très marquée de ce que l'on rencontre normalement et que montre bien la figure 19.

Autour des pôles ligneux, allongement des cellules du parenchyme et des cellules de la zone périmédullaire. Il y a encore là accentuation du caractère normal, comme le montrent les cécidies du *Tilia* (fig. 100), du *Potentilla reptans* (fig. 221), de l'*Eryngium*, du *Torilis* (fig. 288), etc.

Allongement radial et cloisonnement des cellules périmédullaires. Nous signalons à part cette forte hyperplasie rencontrée dans les cécidies du *Brassica* (fig. 162) et de l'*Epilobium tetragonum* (fig. 343).

Grand développement du liber interne, comme dans la cécidie de l'*Epilobium montanum* (fig. 337).

β. *Augmentation du nombre des faisceaux.* On la constate dans la généralité des galles étudiées.

γ. *La déformation des faisceaux est fonction de leur éloignement de l'animal cécidogène.* Les faisceaux situés au voisinage immédiat du parasite ne s'hypertrophient pas, car les vaisseaux ligneux augmentent peu leur taille, se lignifient de bonne heure et, de plus, l'assise génératrice interne ne fonctionne pas. C'est à une certaine distance du cécidozoaire que l'hypertrophie des faisceaux est la plus considérable. Enfin, loin du parasite, la déformation des faisceaux est faible ou nulle.

Nous renvoyons pour cette déformation au schéma S_2 (fig. 86), se rapportant à la cécidie du *Tilia.*

2° Hyperplasie très accentuée des rayons médullaires; l'anneau vasculaire est dissocié. — Le meilleur exemple à citer est celui du *Sedum* (fig. 293) : l'action hyperplasiante part de la moelle pour se propager dans les rayons médullaires et isoler de gros et de petits amas vasculaires ; comme les assises génératrices fonctionnent ensuite en dehors des faisceaux, vers le parasite, les gros amas vasculaires s'incurvent en croissant et les petits amas s'arrondissent (Voir les figures 299 à 302).

Les cécidies de l'*Hedera* (fig. 3), de l'*Ulex* (fig. 318) et de l'*Ephedra* (fig. 328) possèdent des faisceaux libéro-ligneux complètement isolés les uns des autres.

Enfin, dans la coléoptérocécidie de l'*Atriplex* (fig. 308), il peut y avoir *désorientation* complète des faisceaux.

IV. Péricycle.

Le péricycle de la tige joue un rôle très important dans la production des cécidies, à cause des fibres qu'il contient souvent et

à cause des assises génératrices qui s'établissent parfois à son niveau.

1° Fibres péricycliques. — En général, si les cellules péricycliques sont parenchymateuses, elles augmentent simplement de taille. Mais si elles sont à l'état de fibres dans la tige normale, deux cas se présentent :

α. *Les cellules péricycliques ne sont pas encore lignifiées quand l'action parasitaire se fait sentir.* Alors elles s'hypertrophient comme les autres cellules, leurs contours deviennent irréguliers, leurs parois restent minces et ne se lignifient pas tant que la galle est jeune. Rappelons la présence de ces fibres dans les cécidies du *Sarothamnus* (fig. 136), du *Potentilla reptans* (fig. 211).

Quand la galle est plus âgée, ces fibres peuvent se lignifier et constituer un fort anneau scléreux à la périphérie du cylindre central, comme c'est le cas pour la cécidie du *Potentilla hirta* (fig. 17).

β. *Les cellules péricycliques sont lignifiées quand l'action parasitaire se fait sentir.* Alors elles sont peu modifiées, mais les gros arcs qu'elles forment peuvent être dissociés en petits amas fibreux : tel est le cas de la galle du *Populus alba* (fig. 350). Nous avons vu, dans la cécidie du *Potentilla reptans* (fig. 211), ces petits amas scléreux empêcher l'hyperplasie de l'écorce qui se trouve en face et être la cause de craquelures longitudinales.

2° Assises génératrices. — Le rôle de ces assises est de permettre au péricycle de suivre l'accroissement en diamètre de la région plus interne du cylindre central.

α. *Le périderme normal se développe d'une façon exagérée.* Nous avons examiné le cas de la cécidie du *Rubus* (fig. 148) : dans la partie non déformée de la tige, l'assise génératrice externe possède 4 ou 5 assises cellulaires seulement, tandis qu'aux environs de la larve elle peut en avoir une trentaine. Dans la galle âgée du *Potentilla reptans*, les cellules du périderme ont tendance à s'arrondir et à s'isoler les unes des autres.

β. *Le périderme apparaît dans la cécidie, alors qu'il ne s'est pas encore formé dans la tige normale.* Citons, comme exemples, les galles jeunes du *Potentilla*, de l'*Epilobium*, etc.

γ. *Cloisonnement anormal des cellules du péricycle.* Nous avons vu, dans la cécidie de l'*Epilobium montanum* (fig. 337), les cellules du périderme se cloisonner dans tous les sens, comme le font du reste celles de l'écorce et de la moelle ; la membrane primitive de la cellule péricyclique reste nettement visible.

δ. *Fonctionnement très actif de l'assise génératrice surnuméraire péricyclique.* Nous en avons étudié la marche dans la Lépidoptérocécidie de l'*Atriplex* (page 339).

3° Cellules a tanin et réseau lacitifère. — Nous avons constaté leur grand développement dans la cécidie du *Sedum* (fig. 294) et dans celle de l'*Hieracium*.

V. Moelle.

Dans toutes les galles où le parasite n'est pas situé dans la moelle (Chapitres I, II, III), les cellules médullaires sont peu altérées. C'est seulement lorsque l'anneau vasculaire est rompu ou dissocié que l'action cécidogène gagne la moelle et produit la multiplication des cellules, puis, plus tard, l'épaississement et la lignification de leurs parois : telle la cécidie de l'*Hedera* (fig. 3).

Les phénomènes sont, au contraire, beaucoup plus complexes lorsque le parasite est situé dans la moelle. Toutes les cécidies étudiées au chapitre IV de ce travail sont dans ce cas, et il nous suffira de résumer leurs caractères en quelques lignes :

1° Cloisonnement des cellules médullaires autour de la jeune larve. — Quand la larve est très jeune, elle produit le cloisonnement des cellules médullaires qui l'entourent, ainsi que nous l'avons signalé pour les cécidies du *Sedum* (fig. 297) et de l'*Hypochœris* dont nous avons pu avoir des échantillons peu âgés. L'hyperplasie se propage ensuite plus loin grâce à l'accroissement de taille du parasite, et c'est cette active multiplication qui élargit les rayons médullaire et dissocie l'anneau vasculaire.

2° Cloisonnement irrégulier des cellules médullaires. — Le cloisonnement peut avoir lieu dans tous les sens, et, la membrane cellulaire reste beaucoup plus épaisse que les cloisons secondaires quand les cellules ont déjà acquis un certain degré de différencia-

tion normale. Exemple : cécidies du *Sedum* (fig. 303), de l'*Epilobium* (fig. 337), du *Potentilla* (fig. 213-216).

3° Allongement radial des cellules périphériques. — Vu dans la diptérocécidie de l'*Atriplex* (fig. 251).

4° Production de tissu cicatriciel autour des cavités creusées par les larves. — Nous avons rencontré ce tissu dans la galle du *Potentilla* (fig. 228), dans celle de l'*Ulex* (fig. 318) et nous avons vu aussi l'importance qu'il prend autour de la cavité aux œufs dans la cécidie de l'*Hieracium* (fig. 232, 234 et 236).

5° Cellules a gomme et canaux sécréteurs. — Se modifient comme dans l'écorce (Voir plus haut, page 392).

Modifications apportées par les Galles aux inflorescences.

1° Modifications externes. — Ce sont les suivantes :

α. Apparition d'un renflement latéral ;

β. Raccourcissement des rayons des ombelles et des ombellules (*Torilis*) ou des pédoncules floraux (*Tilia*) ;

γ. Hypertrophie de ces mêmes organes ;

δ. Diminution du nombre des rayons des ombelles *(Torilis)* ;

2° Modifications internes. — Ce sont les suivantes :

α. Grande hypertrophie de la moelle *(Eryngium, Torilis, Hypochœris*, etc.) ;

β. Nutrition des tissus gallaires assurée par de longues *cellules irrigatrices* (*Hypochœris, Atriplex*) ;

γ. Accentuation du plan de symétrie *(Torilis)* ;

δ. Accentuation de la dorsiventralité (rameaux latéraux du *Torilis)* ;

ε. Disparition de la dorsiventralité (cécidie de l'ombellule du *Torilis)* ;

μ. Accentuation des pôles ligneux (*Tilia)* ;

ν. Déformation des faisceaux libéro-ligneux, des canaux sécréteurs, etc. comme dans la tige.

Modifications apportées par les Galles aux pétioles.

1° Eu égard à l'action parasitaire, les pétioles se comportent sensiblement comme les tiges ;

2° La dissociation des faisceaux libéro-ligneux est plus facile que dans la tige et l'altération gagne aisément le centre du pétiole. C'est ce que nous avons vu dans les cécidies du *Rubus* (fig. 154) et de l'*Hedera* (fig. 11) ;

3° Le plan de symétrie de la galle accentue celui du pétiole sain.

En résumé, nous constatons que sous l'influence du parasite il peut y avoir dans les tiges :

Hypertrophie des cellules ;
Hyperplasie des cellules ;
Fonctionnement exagéré des assises génératrices normales ;
Apparition d'assises génératrices normales ;
Apparition d'assises génératrices nouvelles ;
Formation de tissu cicatriciel ;
Formation de tissu sécréteur ;
Formation de tissu palissadique ;
Formation de tissu scléreux protecteur ;
Formation de tissu nourricier ;
Disparition de tissu lacuneux ;
Disparition de tissu chlorophyllien ;
Arrêt dans la lignification normale des tissus.

D'une façon générale, sous l'influence parasitaire :

1° *Tous les tissus peuvent être modifiés en eux-mêmes ou dans leur répartition, à condition qu'ils n'aient pas atteint leur différenciation normale et soient encore susceptibles d'accroissement ;*

2° *Les tissus hétérogènes deviennent plus homogènes ;*

3° *Les tissus n'ont pas tous le même degré de résistance.*

CHAPITRE VI.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL DES RELATIONS EXISTANT ENTRE LES TIGES, LES PLEUROCÉCIDIES CAULINAIRES ET LES PARASITES

Quelques Auteurs se sont occupés des cécidies caulinaires, mais n'ont guère produit que des travaux isolés. J'ai étudié, au contraire, dans ce travail un assez grand nombre de galles de tiges. Pour toutes, j'ai suivi leur mode de développement, approfondi leur anatomie et cherché les modifications qu'elles peuvent apporter à la morphologie externe et à la structure des tiges ; puis, je les ai groupées selon leurs affinités en quatre chapitres. Enfin, dans le résumé général qui précède, j'ai montré comment les tissus normaux de la tige sont modifiés par les parasites et comment certains tissus anormaux ont pu se produire.

Il me reste maintenant, dans ce dernier chapitre, à mettre en lumière les relations qui existent entre le parasite animal et son hôte et à résumer l'influence qu'exerce la cécidie sur la tige et sur la ramification.

1° Action cécidogène.

L'action que le parasite animal exerce sur la tige a été constamment désignée sous le nom d'*action cécidogène*, et nous l'avons caractérisée par les modifications qu'elle apporte dans les cellules végétales. Nous avons vu qu'elle peut y déterminer un accroissement de taille ou *hypertrophie* (fig. 373, en *b*), mais que, le plus souvent, l'augmentation des dimensions est accompagnée du cloisonnement des cellules : il y a alors multiplication cellulaire ou *hyperplasie* (fig. 373, en *d*).

Cette action cécidogène se fait sentir autour du parasite avec la même intensité dans toutes les directions. C'est ce que nous vu pour les cécidies du chapitre IV : le cécidozoaire, placé au centre de la moelle, détermine un accroissement en épaisseur, identique dans

toutes les directions, et la production d'un renflement fusiforme dont l'axe de symétrie coïncide avec celui de la tige.

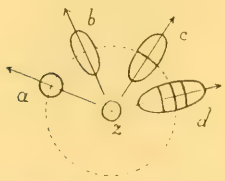


Fig. 373. — Schéma indiquant les phénomènes d'hypertrophie (*a*, *b*) et d'hyperplasie (*c*, *d*) qui se manifestent dans les cellules autour du parasite *z*.

Notons en terminant que les éléments cellulaires en contact direct avec le parasite s'hypertrophient peu, mais épaississent leurs parois, et, s'ils sont externes, se lignifient rapidement. C'est ce que nous avons observé dans la galle du *Brachypodium* (page 161 et fig. 32) et dans la plupart des galles à parasite externe, étudiées au chapitre premier. Enfin, pour toutes les cécidies examinées, nous avons vu que c'est toujours dans les cellules situées à une certaine distance du parasite que se manifeste le maximum d'activité cécidogénétique.

2° Rayon d'activité cécidogénétique.

Au fur et à mesure qu'on s'écarte du parasite, l'action cécidogène va en diminuant, puis ne se fait plus sentir à partir d'une certaine distance. Il existe donc un *rayon d'activité cécidogénétique*.

Il faut bien remarquer que ce rayon détermine dans l'espace une sphère d'influence cécidogénétique, dont le centre est occupé par le parasite; une coupe horizontale passant par ce centre donne le cercle équatorial ou cercle cécidogénétique.

La *longueur* du rayon d'activité cécidogénétique dépend du parasite et du végétal.

α. *Influence du parasite.*

Le rayon d'activité cécidogénétique est proportionnel à la taille du parasite.

Ainsi l'*Atriplex* nous a offert une diptérocécidie assez petite, presque sphérique (5 mm. de diamètre), dont la larve a 3 mm. de long. Au contraire, la grosse chenille du *Coleophora Stefanii* placée dans la moelle de la même plante, c'est-à-dire dans des conditions assez identiques à celles qui précèdent, détermine d'épais renflements pouvant atteindre 10 mm. de diamètre transversal et 30 mm. de longueur.

D'une façon générale, les grosses larves des Lépidoptères et des Coléoptères engendrent des cécidies de dimensions beaucoup plus volumineuses que celles qui proviennent des petites larves des Diptères, des Hyménoptères ou des Hémiptères.

Le rayon d'activité cécidogénétique est proportionnel au nombre des parasites.

C'est un fait bien connu que les cécidies caulinaires pluriloculaires sont beaucoup plus grosses que les cécidies uniloculaires. De plus, nous avons vu, dans la galle du *Stefaniella Trinacriæ* que la présence d'une seule cavité larvaire dans la moelle entraînait une hyperplasie localisée au tissu médullaire (en A, fig. 374) et que, au contraire, la présence de plusieurs larves au même niveau permettait à l'action cécidogène de s'étendre à l'écorce (B, fig. 375).

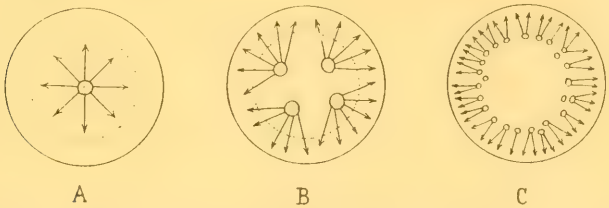


Fig. 374 (A). — Schéma de l'action cécidogénétique développée par un parasite situé dans la moelle de la tige.

Fig. 375 (B). — Schéma identique dans le cas de quatre parasites.

Fig. 376 (C). — Schéma de l'action cécidogénétique développée par un grand nombre de parasites très petits.

Souvent aussi, la faible taille des parasites peut être compensée par leur nombre (C, fig. 376) : ainsi la longueur des Eriophyides ne dépasse pas 300 μ, et pourtant les galles déterminées sur les tiges par ces minuscules acariens (par exemple l'*Eriophyes pini*) sont souvent aussi volumineuses que celles produites par de grosses larves d'insectes. C'est qu'alors il y a un nombre considérable de petits parasites et que ceux-ci, s'insinuant dans les méats cellulaires, hypertrophient ou hyperplasient les cellules.

β. *Influence du végétal.*

Ce qui modifie aussi très fortement le rayon d'activité cécidogénétique, c'est la résistance à l'action cécidogène que présente le

tissu végétal. Cette résistance dépend surtout de l'*âge* et de la *structure* du tissu.

Nous avons vu, dans le chapitre précédent, que les tissus jeunes, susceptibles encore de croissance, étaient seuls modifiés par l'action cécidogène et que ceux, déjà lignifiés au moment où l'influence parasitaire commençait à se faire sentir, étaient pour elle un obstacle presque infranchissable.

3° Réaction végétale ; forme de la cécidie.

L'action cécidogène développée par le parasite a donc pour effet de modifier la région de la tige environnante et d'en hypertrophier ou d'en hyperplasier les cellules et les tissus. Nous avons vu d'autre part que le rayon de cette surface modifiée (examinée en coupe transversale) était déterminée par certaines conditions tenant à la taille et au nombre des parasites ou bien à l'état des cellules végétales.

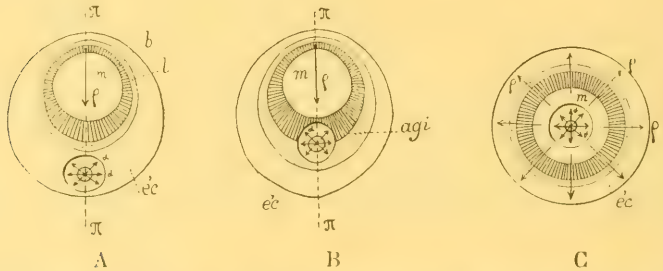


Fig. 377 (A-B). — Schémas de cécidies caulinaires présentant un plan de symétrie π.

Fig. 378 (C). — Schéma d'une cécidie caulinaire présentant un axe de symétrie.

Mais, ainsi que nous l'avons mis en évidence dans le cours de ce travail, la région de la tige opposée au parasite ne subit pas en général l'action parasitaire ; elle ne se déforme pas et joue le rôle de point fixe. Tous les tissus gallaires sont alors refoulés du côté du parasite par une sorte de *réaction végétale* ρ (fig. 377), émanée du point d'appui ; ils se développent uniformément à droite et à gauche du *plan de symétrie* π déterminé par la génératrice médiane de la région non déformée et par le parasite ; ce plan contient toujours l'axe de la tige.

Le plan de symétrie π se rencontre dans toutes les cécidies des trois premiers chapitres. Dans le chapitre IV, l'hypertrophie des tissus gallaires se produit dans toutes les directions avec une égale intensité et par suite les cécidies possèdent un *axe de symétrie*; l'action cécidogène α et la réaction ρ agissent dans le même sens (fig. 378).

Forme de la galle. — La forme de la section transversale médiane de la galle dépend de la section de la tige, du rayon d'activité cécidogénétique et de la position du parasite.

Toutes ces conditions étant déterminées, le *contour de la section médiane de la galle se présente comme étant la courbe enveloppe de la circonférence de la tige et de la circonférence du cercle cécidogénétique*. Les figures schématiques 379-383 représentent la

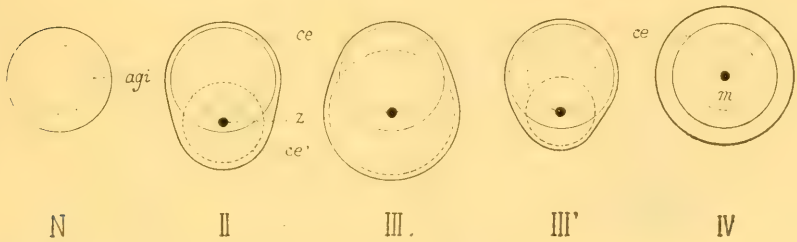


Fig. 379 (N). — Section transversale de la tige normale.

Fig. 380 (II). — Courbe enveloppe d'une cécidie appartenant au chapitre II.

Fig. 381, 382 (III, III'). — Courbes enveloppes de cécidies appartenant au chapitre III.

Fig. 383 (IV). — Section d'une cécidie appartenant au chapitre IV.

ce, cercle de la tige ; *ce'*, cercle cécidogénétique ; *z*, parasite ; *agi*, assise génératrice interne ; *m*, moelle.

section normale de la tige (N), puis les courbes enveloppes des cécidies appartenant aux trois derniers chapitres de ce travail (II, III, III', IV).

4° Nutrition des tissus gallaires et du parasite.

L'étude détaillée des cécidies nous a montré qu'aux environs du parasite il se produit d'abondants tissus hyperplasiés formés de cellules très grandes, riches en protoplasme, en matériaux nutritifs, et contenant de gros noyaux ; la nutrition de ces tissus, ainsi

que celle du parasite qui les consomme, ne peut être assurée que par les faisceaux libéro-ligneux. Voyons comment :

a. Si le parasite est externe, les faisceaux libéro-ligneux les plus rapprochés sont fortement hypertrophiés (A, fig. 384); leur partie libérienne est bien développée et voisine de l'animal.

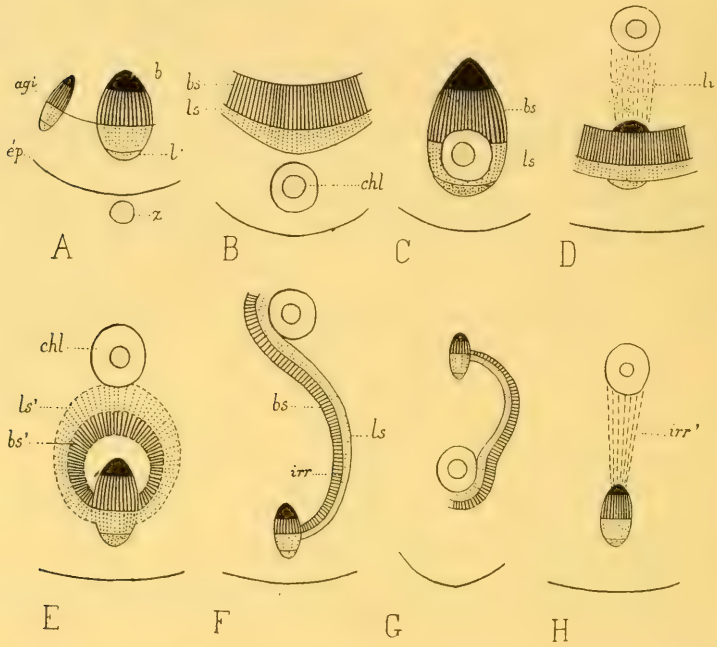


Fig. 384-391. — Schémas indiquant de quelle façon l'irrigation des tissus gallaires est assurée :

384 (A), dans le cas d'un parasite *z* situé contre l'épiderme *ép* ;
385 (B), dans le cas d'un parasite situé dans l'écorce ;
386 (C), lorsque le parasite est logé dans les tissus secondaires libéro-ligneux (*bs*, *ls*) ;
387 (D), lorsque la tige possède du liber interne *li* ;
388 (E), lorsque le parasite est situé dans la moelle ;
389 (F), par un faisceau irrigateur *irr*, lorsque le parasite est logé dans la moelle ;
390 (G), lorsque le parasite est éloigné du faisceau ;
391 (H), dans le cas où il se produit des cellules irrigatrices *irr'*.

b, *l*, bois et liber primaires ; *agi*, assise génératrice interne ; *bs'*, *ls'*, tissus secondaires d'un faisceau d'irrigation *irr* ; *chl*, chambre larvaire.

b. Si les parasites sont situés dans l'écorce, comme c'est le cas pour

la cécidie de l'*Eriophyes pini*, les cellules corticales cloisonnées qui leur servent de nourriture sont alimentées par la région libérienne de l'anneau vasculaire hypertrophié en cet endroit (B, fig. 385).

c. La nutrition du parasite est facilement assurée lorsque celui-ci établit sa cavité larvaire dans les tissus provenant du fonctionnement exagéré de l'assise génératrice interne (C, fig. 386). La larve trouve là du liber secondaire à parois minces et du bois secondaire non lignifié. C'est cette disposition que présentent toutes les cécidies examinées dans le chapitre III, sauf celle du *Glechoma hederacea*, sur laquelle nous allons revenir plus loin.

d. Dans le cas où la tige possède à la fois un parasite situé dans la moelle et du liber interne (fig. 387, D, schématisant la galle de l'*Epilobium montanum*), c'est ce dernier tissu qui s'hyperplasie et permet la nutrition des tissus médullaires, excessivement cloisonnés comme on l'a vu.

e. Mais, lorsque les tissus hyperplasiés qui entourent le parasite sont un peu éloignés du faisceau libéro-ligneux — et c'est le cas pour beaucoup de cécidies médullaires — il est nécessaire qu'ils restent en relation avec le faisceau afin de pouvoir continuer à se développer. En général, dans les cécidies qui présentent cette disposition, les faisceaux libéro-ligneux sont très écartés les uns des autres par le cloisonnement actif des rayons médullaires; c'est alors l'assise génératrice interne de chaque faisceau qui fonctionne, en dehors de lui, dans le rayon médullaire hyperplasié et se dirige vers la cavité larvaire. J'ai schématisé en E (fig. 388), en prenant pour exemple la Coléoptérocécidie de l'*Atriplex Halimus*, la façon dont fonctionne cette assise génératrice : le tissu libérien secondaire produit se trouve en rapport direct avec la cavité larvaire. Souvent, le faisceau tout entier est désorienté, parfois même renversé complètement : sa région libérienne est alors tournée vers le parasite.

f. Enfin, si la cavité larvaire se trouve située à une très grande distance du faisceau libéro-ligneux, l'assise génératrice interne est obligée de fonctionner très activement et de produire un mince faisceau libéro-ligneux. Nous avons désigné ce dernier sous le nom de *faisceau irrigateur*, car il est chargé d'alimenter le pourtour de la cavité larvaire. D'abord sa région libérienne appa-

raît et les vaisseaux ligneux ne se développent que beaucoup plus tard. La figure 389 (F) représente schématiquement cette disposition que nous avons rencontrée, au cours de ce travail, dans les cécidies du *Potentilla reptans* et de l'*Hieracium umbellatum* (voir le schéma S_1, fig. 222, et la figure 234).

Nous retrouvons du reste ces faisceaux irrigateurs chaque fois que la chambre larvaire est très éloignée des faisceaux caulinaires. C'est ainsi que nous en avons signalé dans la cécidie du *Glechoma hederacea* (G, fig. 390) qui pourtant tire son origine de l'assise génératrice interne.

Dans tous les exemples étudiés au cours de ce travail, les faisceaux d'irrigation ont produit et alimenté autour de la cavité larvaire la couche nourricière et la couche protectrice. On a pu voir que la zone nutritive est constituée par la réunion des parties libériennes des petits faisceaux irrigateurs et que la zone scléreuse comprend de courts vaisseaux secondaires ponctués.

Du reste, nous avons trouvé tous les intermédiaires entre ces derniers vaisseaux ponctués et les vaisseaux spiralés ou à réticulations serrées des petits faisceaux d'irrigation (en A_3, fig. 221).

g. Pour être complet, notons encore un autre mode de nutrition des tissus médullaires hyperplasiés, présenté par les cécidies de l'*Hypochœris* et de l'*Atriplex*. Dans ces deux tiges parasitées, les assises génératrices des faisceaux vasculaires fonctionnent peu ; ce sont les cellules médullaires, situés entre la cavité larvaire et l'extrémité des faisceaux, qui s'allongent radialement et assurent la nutrition des tissus entourant les larves. Nous avons désigné ces cellules sous le nom de *cellules irrigatrices*. La figure 391 (H) représente schématiquement cette disposition.

5° Relation entre la structure de la galle et la métamorphose du parasite.

Tout ce que nous avons vu jusqu'à présent se rapporte au *stade de vie active* du parasite qui mange ou suce et grandit. Pendant ce temps, la plante réagit vigoureusement par l'hypertrophie et l'hyperplasie de ses tissus, par le fonctionnement actif de ses assises génétrices et par une irrigation abondante de ses différents tissus : c'est la *période végétative* ou de croissance de la cécidie.

Puis, peu à peu, la larve ralentit ses mouvements et se *métamorphose*. Les matériaux nutritifs accumulés autour de la cavité larvaire, dans des tissus bien irrigués, servent à épaissir les parois de ces tissus qui se lignifient fortement et constituent bientôt une coque scléreuse : c'est l'*état scléreux* de la cécidie ; les ponctuations des parois cellulaires permettent les échanges gazeux ou liquides encore nécessaires au parasite.

On rencontre de ces coques scléreuses dans la plupart des Diptérocécidies, mais ce sont surtout les cécidies des Cynipides qui nous en ont présenté de très résistantes, permettant aux larves de passer l'hiver dans la galle.

Un état scléreux beaucoup plus simple se manifeste, au voisinage de l'animal, dans les galles âgées à parasite externe (Hémiptérocécidies et Diptérocécidies étudiées au chapitre I).

6° Chute de la galle et cicatrisation de la plaie ; rétablissement de la structure normale de la tige.

α. *Plante herbacée.*

Si la plante meurt à la fin de l'année, la galle se dessèche en même temps que la tige, mais un peu moins cependant en raison de ses réserves et de ses tissus lignifiés ; la larve peut y passer l'hiver et s'y métamorphoser à l'abri de sa coque larvaire ; après l'éclosion, la galle se détruit peu à peu.

β. *Plante ligneuse.*

Pour les plantes ligneuses, il y a deux cas à distinguer : la galle se détache du rameau et tombe ou bien elle fait corps avec lui et en suit l'évolution.

a. La galle tombe. — Lorsque la galle fait fortement saillie hors de la tige et n'est reliée à elle que par une base assez étroite, elle tombe en général par suite de l'apparition d'une bande de liège cicatriciel *lgc* (en A, fig. 392), en relation avec le liège normal *lgt*. Comme dit Paul Vuillemin [95, p. 144], « la plante neutralise les influences irritantes par le rejet définitif du corps étranger ou de ceux de ses propres organes qui ont subi l'influence pernicieuse ».

Deux très beaux exemples de chute de galles nous ont été fournis : 1° par la cécidie du *Chermes abietis* qui se dessèche et se détache peu

à peu du rameau du *Picea excelsa*, en y laissant une cicatrice allongée ; 2° par la cécidie de l'*Andricus Sieboldi* qui se dessèche et se détache en laissant sur la tige une dépression circulaire concave.

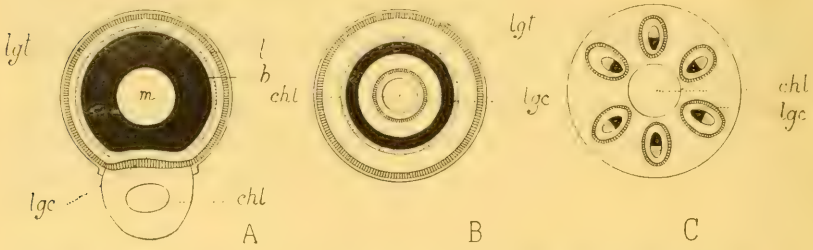


Fig. 392 (A). — Schéma de la formation d'une couche cicatricielle dans le cas où la cécidie tombe.

Fig. 393 (B). — Schéma de la formation d'un anneau subéreux autour de la chambre larvaire vide.

Fig. 394 (C). — Schéma de la formation d'anneaux de liège autour des faisceaux libéro-ligneux.

b, bois ; *l*, liber ; *lgt*, liège de la tige ; *lgc*, liège cicatriciel ; *chl*, chambre larvaire.

A l'abri de la couche de liège cicatriciel, l'assise génératrice interne fonctionne et rétablit la structure normale, comme nous l'avons vu pour les deux exemples cités plus haut. Plusieurs années après, rien ne vient plus à l'extérieur signaler qu'une galle a autrefois déformé la tige. Mais il n'en est pas de même si l'on examine avec soin une section transversale : l'irrégularité des couches ligneuses annuelles est toujours visible.

b. La galle fait corps avec le rameau et produit un faible renflement.—Lorsque les parasites ont abandonné la cavité larvaire, une couche de liège cicatriciel *lgc* (en B, fig. 393) apparaît autour de cette cavité, qu'elle soit située dans l'écorce (galle de l'*Eriophyes pini*) ou dans les tissus hypertrophiés de l'assise génératrice interne (galles du *Cytisus* et du *Sarothamnus*) ou enfin dans la moelle (galles de l'*Ulex*, du *Sedum*, etc.). Le système vasculaire est alors protégé du milieu extérieur par le périderme normal *lgt* et de la cavité larvaire (qui communique aussi avec l'extérieur) par la couche de liège cicatriciel *lgc*. L'assise génératrice interne fonctionne à nouveau régulièrement et la croissance du rameau peut se continuer les années suivantes (*Ulex*, *Sarothamnus*, etc.).

Dans la partie concave de la galle du *Populus alba* que nous avons étudiée, l'assise subéreuse cicatricielle prend un développement remarquable, car le milieu extérieur agit fortement par suite de la fente du rameau sur les tissus hyperplasiés. Il en est de même dans la Lépidoptérocécidie du *Pinus silvestris* : la couche cicatricielle est localisée aux deux bords de la fente et en rapport avec le périderme sous-épidermique de la tige ; autour de la cavité larvaire le tissu cicatriciel ne se produit pas à cause de la présence du bois secondaire lignifié.

Enfin, dans le cas où tous les faisceaux sont complètement isolés les uns des autres, comme dans la galle de l'*Ephedra* (C, fig. 394), il se forme un anneau de liège cicatriciel autour de chacun d'eux. La protection si efficace des faisceaux et leur isolement des tissus gallaires qui se dessèchent assurent, ici encore, la croissance du rameau au-dessus de la galle.

7° Influence de la galle sur la tige et sur la ramification.

α. *Modifications dans la structure de la tige au-dessous et au-dessus de la galle.* — La cécidie amène souvent de profondes modifications dans la structure de la portion de tige qui la surmonte ou dans celle qui la porte. Nous avons examiné ces différences de structure pour la Phytoptocécidie du *Pinus silvestris* (page 194) et pour la cécidie du *Populus alba* (page 365) ; nous avons trouvé, au-dessous de la galle, la tige toujours épaissie et raccourcie et son bois secondaire, ses fibres péricycliques, corticales ou médullaires plus développées que dans la tige normale ; au-dessus de la cécidie, les dimensions de la tige et de l'anneau vasculaire étaient très réduites.

β. *Courbure du rameau.* — La courbure est toujours la conséquence du développement plus considérable des tissus d'un même côté du rameau. Ou bien, comme pour la cécidie du *Sisymbrium Thalianum*, c'est la position excentrique de la larve dans la moelle qui amène une hyperplasie latérale de l'anneau vasculaire ; ou bien, c'est un arrêt dans le fonctionnement de l'assise génératrice interne d'un côté de la tige qui provoque la courbure, ainsi que nous l'avons vu pour l'hémiptérocécidie du *Picea excelsa* (page 184, fig. 66 à 68).

γ. *Désorientation complète du rameau.* — La cécidie du *Chermes abietis* nous a encore montré comment la galle peut agir pendant plusieurs années sur le rameau et arriver à changer parfois complètement son orientation (voir la fig. 72).

δ. *Raccourcissement du rameau.* — Nous avons insisté plusieurs fois sur le raccourcissement qui résulte de la présence d'une cécidie vers la base du rameau et nous avons vu que la galle agit surtout en privant de nourriture la partie terminale. Les cécidies du *Chermes abietis*, de l'*Harmandia petioli* et du *Contarina tiliarum* empêchent la croissance des rameaux; mais ce sont surtout les cécidies médullaires de l'*Aulax hypochœridis*, de l'*Aulax hieracii*, du *Coleophora Stefanii*, etc. qui les raccourcissent le plus (voir plus haut, page 384).

Souvent le raccourcissement et l'épaississement des rameaux se produit à distance, par exemple pour les rayons médians et latéraux des ombelles du *Torilis Anthriscus* (fig. 276).

ε. *Disparition du rameau.* — En étudiant la cécidie du *Picea excelsa* (page 186), nous avons vu que la présence de la galle peut amener le dessèchement et, par suite, la disparition des petits rameaux parasités, ce qui modifie totalement la ramification (fig. 73). Dans les ombelles du *Torilis Anthriscus*, nous avons vu aussi disparaître un rayon central sous l'influence parasitaire.

ζ. *Modification dans la disposition des rameaux latéraux.* — Si la présence de la cécidie entraîne l'atrophie d'un faisceau libéro-ligneux, tous les petits rameaux normalement irrigués par lui restent courts : un changement complet se produit dans la ramification. C'est ce que nous a présenté la galle du *Populus alba* (fig. 358 et 359).

ν. *Apparition de racines adventives et de tiges adventives.* — Les recherches de Prillieux et de Beijerinck, que nous avons rapportées dans le premier chapitre, ont prouvé que des racines adventives pouvaient naître au-dessus d'un nœud de la tige du *Poa nemoralis* et sous l'influence de l'*Hormomyia poæ*. J'ai montré, par l'étude détaillée de la cécidie de l'*Andricus Sieboldi*, que l'on devait la considérer comme une petite tige adventive, d'origine endogène, produite à la base du jeune Chêne, mais restée courte par suite de la présence du parasite en son centre.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° Action cécidogène.

Le parasite détermine une action cécidogène *qui se traduit dans les tissus des tiges par des phénomènes d'*hypertrophie *et d'*hyperplasie *cellulaires.*

L'action cécidogène se fait sentir autour du parasite avec une égale intensité dans toutes les directions.

Au contact du parasite, l'action cécidogène est presque nulle et les cellules s'hypertrophient peu ; c'est à une certaine distance seulement qu'elle se manifeste avec le maximum d'intensité.

2° Rayon d'activité cécidogénétique.

L'action cécidogène va en diminuant au fur et à mesure qu'on s'éloigne du parasite, d'où la notion du rayon d'activité cécidogénétique.

Ce rayon dépend du facteur parasite et du facteur végétal ; il est proportionnel à la taille des parasites et à leur nombre ; il est fonction de l'âge et de la structure des tissus.

3° Réaction végétale ; forme de la cécidie.

La partie non déformée de la tige développe une réaction végétale *qui repousse les tissus gallaires.*

Si le parasite est situé au centre de la tige, la cécidie possède un axe de symétrie *; elle possède un* plan de symétrie *quand le parasite est extérieur, dans l'écorce ou dans la zone ligneuse.*

Le contour de la coupe transversale médiane de la galle est la courbe enveloppe *de la section de la tige et du cercle cécidogénétique ; les dimensions de cette courbe enveloppe dépendent du rayon de la tige, du rayon d'activité cécidogénétique et de la position du parasite par rapport aux différentes zones de la tige.*

4° Nutrition des tissus gallaires et du parasite.

La nutrition des tissus hyperplasiés qui entourent le parasite est assurée surtout par la partie libérienne *des faisceaux*

vasculaires de la tige ; si le parasite est éloigné de ces faisceaux, leurs assises génératrices internes fonctionnent dans les rayons médullaires, se dirigent du côté du parasite et produisent de petits faisceaux d'irrigation *dont la région libérienne est tournée du côté de la cavité larvaire.*

5° Relation entre la structure de la galle et la métamorphose.

Au stade de vie active *du parasite correspond une* période de croissance *pour la cécidie ; à cette période succède un* état scléreux *en relation avec la* métamorphose *de l'animal.*

6° Chute de la galle ; cicatrisation de la plaie ; rétablissement de la structure normale de la tige.

Pour les plantes herbacées, la destruction de la galle se produit comme celle de la tige, mais un peu après.

Pour les plantes ligneuses :

a. *La galle tombe par suite de la production d'une couche de liège qui cicatrise la plaie ; le fonctionnement de l'assise génératrice interne redevient peu à peu régulier ;*

b. *La galle se cicatrice, du côté de la cavité larvaire abandonnée, par une couche de liège cicatriciel ;*

c. *La cicatrisation est surtout abondante pour les galles qui fendent les rameaux ;*

d. *Dans la galle de l'Ephedra, chaque faisceau est enveloppé d'une couche de liège cicatriciel ;*

e. *Si les faisceaux caulinaires sont protégés, la croissance de la tige peut se continuer au-dessus de la galle.*

7° Influence de la galle sur la tige et sur la ramification.

La présence de la galle peut entraîner pour la tige : la modification de sa structure *au-dessus et au-dessous de la cécidie : sa* courbure *la première année et même sa* désorientation *complète les années suivantes ; le* raccourcissement *de la portion qui surmonte la cécidie et souvent sa* disparition ; *l'apparition de racines adventives et de rameaux adventifs.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BEIJERINCK, M.-W.

1882. — Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen.

Natuurk. Verh. der Koninkl. Akademie, Deel, 22, p. 1-198, pl. I-VI.

1885. — Die Galle von *Cecidomyia Poæ* an *Poa nemoralis*. Entstehung normaler Wurzeln in Folge der Wirkung eines Gallenthieres.

Botanische Zeitung, Leipzig, 43, p. 305-315, 321-332, pl. III.

FOCKEU, H.

1890. — Observations sur la Galle du *Sinapis arvensis* déterminée par le *Ceuthorhynchus contractus* MARSH.

Revue biol. du Nord de la France, Lille, 2, p. 261-269, fig. 1-3.

FRANK, A.-B.

1896. — Die Krankheiten der Pflanzen.

Breslau, 3, zweite Auflage.

GAIN, E.

1894. — Sur une galle de *Chondrilla juncea*.

Bull. Soc. Bot. France, Paris, 41, p. 252-254.

HIERONYMUS, G.

1890. — Beiträge zur Kenntniss der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben.

Ergänzungsheft zum 68. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterlandische Cultur, Breslau, p. 49-272.

HOUARD, C.

1901. — Sur quelques Zoocécidies nouvelles récoltées en Algérie.

Revue générale de Botanique, Paris, 13, p. 33-43, fig. 11-36.

KRUCH, O.

1891. — Studio anatomico di un Zoocecidio del *Picridium vulgare*.

Malpighia, Genova, 5, p. 357-371, pl. XXVI.

LACAZE-DUTHIERS, H. DE.

1853. — Recherches pour servir à l'histoire des Galles.
Ann. Sc. Nat., Paris, Bot., (3) 19, p. 273-354, pl. XVI-XIX.

MASSALONGO, C.

1893. — Osservazioni intorno ad un rarissimo entomocecidio dell' *Hedera Helix* L.
Nuovo Giorn. Bot. Ital., Firenze, 25, p. 19-21, pl. I.

1893 *a*. — Le Galle nella flora italica (Entomocecidii).
Mem. dell Accad. di Agric. Arti e Commercio di Verona, (3) 69, p. 227-525, pl. I-XL.

1897. — Intorno all' acarocecidio della « *Stipa pennata* L. » causato dal « *Tarsonemus Canestrinii* ».
Nuovo Giorn. Bot. Ital., Firenze, (2) 4, p. 103-110, pl. IV.

MOLLIARD, M.

1899. — Sur les modifications histologiques produites dans les tiges par l'action des *Phytoptus*.
C. R. Ac. Sc., Paris, 129, p. 841-844.

1902. — Caractères anatomiques de deux Phytoptocécidies caulinaires internes.
Marcellia, Riv. int. di Cecidologia, Padova, 1, p. 21-29, pl. I.

PIERRE (abbé).

1897. — La Mercuriale et ses galles.
Revue sc. du Bourbonnais et Centre France, Moulins, 10, p. 97-107, pl. II-III.

1902. — Nouvelles cécidologiques du centre de la France.
Marcellia, Riv. int. di Cecidologia, Padova, 1, p. 95-97.

PRILLIEUX, E.

1853. — Note sur la galle des tiges du *Poa nemoralis*.
Ann. Sc. Nat., Paris, Bot., (3) 20, p. 191-196, pl. XVII.

1875. — Tumeurs produites sur le bois des pommiers par le Puceron lanigère.
Bull. Soc. Bot. France, Paris, 32, p. 166-171.

1877. — Étude des altérations produites dans le bois de pommier par le Puceron lanigère.
Ann. Inst. nat. Agronomique, Paris, 2, p. 39.

SKRZIPIETZ, P.

1900. — Die *Aulax*-Gallen auf *Hieracium*-Arten.
Dissertation, Rostock, 25, p., 2 pl.

THOMAS, FR.

1873. — Beiträge zur Kenntniss der Milbengallen und der Gallmilben : die Stellung der Blattgallen an den Holzgewächsen und die Lebensweise von *Phytoptus*.

Zeitschrift für die ges. Naturw., Halle, **42**, p. 513-537.

1887. — Ueber das durch eine Tenthredinide erzeugte Myelocecidium von *Lonicera*.

Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, Berlin, **29**, p. 24-27.

VAYSSIÈRE, A. et GERBER, C.

1902. — Recherches cécidologiques sur *Cistus albidus* L. et *Cistus Salvifolius* L. croissant aux environs de Marseille.

Annales de la Faculté des Sciences de Marseille, **13**, p. 23-82, pl. I-VI.

VUILLEMIN, P.

1895. — Considérations générales sur les maladies des Végétaux.

Traité de Pathologie générale publié par CH. BOUCHARD, Paris, **1**, p. 125-152.

WINKLER, W.

1878. — Zur Anatomie der durch Fichtenrindenlaus an Fichtenzweigen entstehenden Zapfengallen.

Oesterr. botan. Zeitschrift, Vienne, **28**, p. 7-8.

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES

ag assise génératrice.
age assise génératrice externe.
agi assise génératrice interne.
agp assise génératrice péricyclique.
al aile libérienne à gros noyaux.
am amidon.
ar aile vasculaire de tissu aréolé.

b bois.
bg bourgeon.
bs bois secondaire.
bsp bois secondaire péricyclique.

c cellule, cloison.
cb cellule ligneuse.
ce cercle.
cg couche génératrice.
chl chambre larvaire.
cl cellule à chloroleucites.
cn couche nourricière.
co collenchyme.
cp couche protectrice.
cr couche rayonnante.
cs canal sécréteur.
ct cellule à tanin.

éc écorce.
éce écorce externe.
éci écorce interne.
end endoderme.
ép épiderme.
épi épiderme inférieur.
éps épiderme supérieur.

f fibre.
fb fibre ligneuse.
fe feuille.
fl fibre libérienne.
flb faisceau libéro-ligneux.
fp fibre péricyclique.
fpm fibre périmédullaire.

g gaîne.
go cellule gommeuse.

hyp hypoderme.

irr faisceau irrigateur, tissu d'irrigation, cellules irrigatrices.

l liber.
la tissu lacuneux.
lac lacune.
lg liège.
lgc liège cicatriciel.
lgt liège de la tige.
li liber interne.
ls liber secondaire.
lsp liber secondaire péricyclique.

m moelle.
mb métaxylème.
mt méat.

n noyau.

ox mâcle d'oxalate de calcium.

p péricycle.
pa tissu palissadique.
pb pôle ligneux.
pér périderme.
ph phelloderme.
pm zone périmédullaire.
pr parenchyme.

rm rayon médullaire.

s sillon, canal, fente, craquelure.
scl sclérenchyme.
st stomate.

tc tissu cicatriciel.
tv tissu vasculaire.

v vaisseau.
vs vaisseau spiralé.
vp vaisseau ponctué.

z animal cécidogène, parasite.

N Normal.
A Anormal.
E Vue extérieure.
L Coupe longitudinale.
T Coupe transversale.
R Rameau.

α action cécidogène développée par le parasite.
ρ réaction due au végétal.
π plan de symétrie.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire, au grossissement 15 pour les schémas d'ensemble et au grossissement 150 pour les coupes détaillées.

TABLE DES MATIÈRES.

Pages.

INTRODUCTION 140

CHAPITRE I. — Cécidies caulinaires latérales produites par un parasite situé contre l'épiderme 145

Hedera Helix (Asterolecanium Massalongoianum) 146

Potentilla hirta var. *pedata* (Coccide) 154

Brachypodium silvaticum (Diptère) 157

Fraxinus excelsior (Perrisia fraxini) 164

Picea excelsa (Chermes abietis) 170

Résumé 188

CHAPITRE II. — Cécidies caulinaires latérales produites par un parasite situé dans l'écorce 191

Pinus silvestris (Eriophyes pini) 191

Résumé 195

CHAPITRE III. — Cécidies caulinaires latérales produites par un parasite situé dans les formations secondaires libéro-ligneuses 196

Tilia silvestris (Contarinia tiliarum) 197

Populus Tremula (Harmandia petioli) 214

Salix capræa (Rhabdophaga salicis) 223

Sarothamnus scoparius (Contarinia scoparii) 225

Quercus coccifera (Plagiotrochus fusifex) 229

Rubus fruticosus (Lasioptera rubi) 233

Brassica oleracea (Ceuthorrhynchus pleurostigma) 242

Glechoma hederacea (Aulax Latreillei) 246

Cytisus albus (Agromyza Kiefferi) 251

Sarothamnus scoparius (Agromyza pulicaria) 260

Quercus pedunculata (Andricus Sieboldi) 262

Résumé 270

CHAPITRE IV. — Cécidies caulinaires produites par un parasite situé dans la moelle 274

Sisymbrium Thalianum (Ceuthorrhynchus atomus) 274

Potentilla reptans (Xestophanes potentillæ) 278

Hieracium umbellatum (Aulax hieracii) 291

Hypochœris radicata (Aulax hypochœridis)..... 298
Atriplex Halimus (Stefaniella Trinacriæ)..... 305
Eryngium campestre (Lasioptera eryngii)..... 310
Torilis Anthriscus (Lasioptera carophila)..... 325
Sedum Telephium (Nanophyes telephii)..... 332
Atriplex Halimus (Coleophora Stefanii)..... 339
Ulex europæus (Apion scutellare)..... 346
Ephedra distachya (Cécidomyide)..... 350
Epilobium montanum (Mompha decorella)..... 356
Epilobium tetragonum (Mompha decorella)..... 360
Populus alba (Gypsonoma aceriana)..... 363
Pinus silvestris (Evetria resinella)..... 379

Résumé..... 382

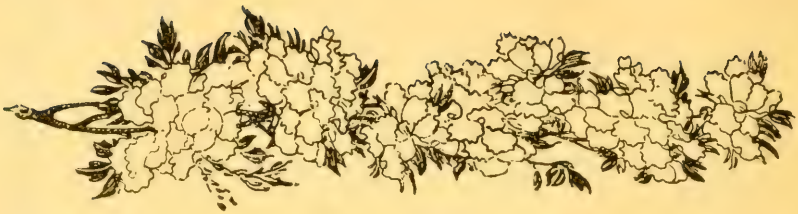
CHAPITRE V. — Résumé général des modifications apportées par les galles aux tissus des tiges..... 386

CHAPITRE VI. — Résumé général des relations existant entre les tiges, les pleurocécidies caulinaires et les parasites..... 399

CONCLUSIONS GÉNÉRALES..... 411

Index bibliographique..... 413

Lettres communes à toutes les figures..... 416



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA NUTRITION CHEZ LES SPONGIAIRES

PAR

JULES COTTE,

DOCTEUR EN MÉDECINE, PHARMACIEN DE 1re CLASSE,
EX-CHEF DES TRAVAUX PRATIQUES D'HISTOIRE NATURELLE A L'ÉCOLE DE MÉDECINE
ET DE PHARMACIE DE MARSEILLE.

INTRODUCTION.

Nous connaissons fort mal encore la biologie des animaux inférieurs, et cependant le champ d'études est bien vaste. Les Éponges n'échappent pas à cette règle ; de plus la plupart des renseignements qui ont été fournis sur elles par les divers observateurs sont restés isolés les uns des autres. J'ai cherché à condenser dans ces pages ce que l'on savait à ce jour sur la Nutrition chez les Spongiaires ; sur un grand nombre de points j'y ai ajouté l'exposé de mes recherches personnelles.

Après quelques considérations sur le courant aquifère j'aurai à examiner l'ingestion des particules alimentaires, leur digestion. Puis viendra l'étude des sécrétions et des pigments, celle des matières de réserve ; l'excrétion fera l'objet du dernier chapitre. Des raisons extra-scientifiques m'ont empêché d'étudier la respiration chez les Éponges et m'ont obligé à laisser provisoirement dans l'ombre tout un côté du problème que je m'étais attaché à résoudre.

Mes recherches ont été poursuivies en partie au Laboratoire de Physiologie de la Faculté des Sciences, les autres au Laboratoire

de Zoologie marine d'Endoume, qui porte aujourd'hui le nom du Maître regretté par lequel mon esprit a été formé à l'étude de la zoologie.

M. le Professeur Giard a bien voulu me conseiller le choix de ce sujet de thèse, me donner des encouragements et enrichir mes notes de renseignements précieux : je le prie de croire à ma vive gratitude.

Mon bien cher Maître, M. le Professeur Jourdan, m'a fait entreprendre mes premières recherches sur les Éponges et je n'ai pas cessé depuis ce moment de travailler dans les laboratoires qu'il dirige. Il m'a fourni l'appui de ses conseils et d'une bienveillance qui ne s'est jamais démentie ; il sait déjà combien je lui suis reconnaissant de ce qu'il a fait pour moi.

Mon excellent collègue le docteur Stephan, chef des travaux d'histologie, m'a fait largement profiter de sa science de cytologiste et de technicien érudit. Je l'en remercie vivement.

J'ai eu souvent recours, pendant ces recherches, aux conseils de MM. les Professeurs Rietsch et Berg, de notre École de Médecine, ou aux ressources de leurs laboratoires. M. Caullery, professeur de zoologie à la Faculté des Sciences, m'a donné de précieuses marques de bienveillance ; MM. Topsent et Lendenfeld ont bien voulu me fournir le nom spécifique de quelques espèces de Spongiaires. A tous je dis bien sincèrement merci.

J'adresse un souvenir affectueux à mes Maîtres de la Faculté des Sciences, MM. les Professeurs Vasseur, Perdrix, Vayssière, Heckel et Jumelle.

Il est impossible de fournir ici des détails sur les techniques que j'ai suivies : les méthodes de recherches ont été trop variées pour que la chose me soit possible. Ces renseignements seront donnés successivement au cours de ce travail.

Dès maintenant cependant je puis indiquer que les pièces utilisées pour les recherches histologiques avaient subi l'action de fixateurs variés : alcool absolu, formol à 10 %, liquide de Bouin, liqueurs de Zenker, de Flemming, de Pérényi, acide osmique en vapeurs, sublimé acétique, etc. L'alcool absolu ne m'a pas donné de bons résultats, la liqueur de Pérényi non plus. Le formol à 10 % fixe très bien les cellules sphéruleuses, médiocrement les autres

éléments mésogléiques (1); après son emploi les choanocytes souffrent beaucoup pendant le passage dans la paraffine. Les solutions osmiquées donnent régulièrement avec les tissus qui renferment des lipochromes des noircissements intenses, qui rendent nécessaires des traitements à l'essence de térébenthine.

Les inclusions ont été rarement faites à la celloïdine, généralement à la paraffine ; le séjour dans les bains de paraffine a été très court, 3 à 5 minutes en moyenne. Comme décalcifiant je me suis servi de l'acide picrique toutes les fois que le fixateur employé n'était pas lui-même un décalcifiant ; pour les recherches sur les *Cliones* j'ai employé quelquefois l'acide azotique en présence de la phloroglucine.

Les méthodes de coloration ont été variées : couleurs d'aniline, bleu polychrome, hématoxyline ferrique. C'est surtout pour l'étude des cellules sphéruleuses que ces colorants ont été utiles. Chez un certain nombre de *Monaxonides* la coloration à la safranine-picro-nigrosine est réellement utile : le kératode qui unit les spicules se colore assez fortement en bleu par la nigrosine, ce qui fournit des préparations à la fois agréables à l'œil et faciles à interpréter.

Les recherches ont porté, à des titres divers, sur les Spongiaires dont la liste suit. Ils ont tous été pêchés dans le golfe de Marseille, exception faite pour *Spongilla lacustris* que mon ami Stephan a bien voulu me faire parvenir de Niort.

Ascetta coriacea Hæckel.
Sycandra raphanus (Gray) Hæck.
Sycandra compressa (Gray) Hæck.
Sycandra elegans (Bow.) Hæck.
Sycandra ciliata (Fabr.) Hæck.
Cydonium gigas (Schmidt) Sollas.
Chondrosia reniformis Nardo.
Cliona celata Grant.
Cliona vastifica Hancock.
Cliona viridis (Schmidt) Gray.
Suberites domuncula (Olivi) Nardo.

(1) J'emploierai indifféremment les mots de mésoglée et de mésoderme pour désigner l'assise intermédiaire qui existe chez les Éponges entre le revêtement extérieur et l'assise des choanocytes.

Tethya lyncurium (LINNÉ) LAMARCK.
Spongilla lacustris LAMARCK.
Chalinine (1).
Reniera simulans JOHNSTON.
Reniera fistulosa (BOWERB.) SCHMIDT.
Esperella ægagropila (JOHNST.) TOPSENT.
Dendoryx incrustans viscosa TOPS.
Myxilla voisine de *M. banyulensis* TOPS.
Bubaris vermiculata (BOW.) GRAY.
Stelospongia sp.
Spongelia pallescens fragilis tubulosa SCHULZE.
Spongelia pallescens fragilis ramosa SCHULZE.
Spongelia pallescens fragilis incrustans SCHULZE.
Spongelia pallescens elastica massa SCHULZE.
Spongelia pallescens elastica lobosa SCHULZE.

(1) Je désignerai sous ce nom une *Chalinine* qui me paraît nouvelle, et dont l'étude sera faite ailleurs.

CHAPITRE PREMIER.

CONSIDÉRATIONS SUR LA CIRCULATION CHEZ LES SPONGIAIRES.

Lorsque Grant eut découvert quelle est la marche du courant aquifère dans le corps des Spongiaires, les recherches des physiologistes devinrent possibles. Les expériences de Grant furent unanimement confirmées par tous ceux qui ont étudié les éponges; on remarqua cependant que le courant aquifère peut accidentellement subir une direction inverse, l'ouverture osculaire pouvant se transformer en voie d'inhalation. Cette dernière observation a été faite par Bowerbank (1) [56], par Miklucho Maclay [68] et par Hæckel [72]; je n'ai pas eu la bonne fortune de pouvoir la renouveler. Il nous faut cependant accepter les renseignements fournis par ces observateurs, tout en avouant ignorer complètement les raisons qui déterminent de telles anomalies. La structure anatomique des voies aquifères semble plaider contre la possibilité d'un renversement du courant; Vosmaer et Pekelharing [98] admettent que ce renversement n'est qu'apparent et ne gagne pas jusqu'aux chambres ciliées.

Vingt-cinq ans après la découverte de Grant, Dobie (cité par Hæckel) et Bowerbank [52] observèrent les cils vibratiles des choanocytes, et purent enfin comprendre par quel mécanisme l'eau parcourt le trajet plus ou moins compliqué qu'elle a à accomplir dans le corps des Spongiaires. Bowerbank vit que le mouvement des choanocytes tend à pousser l'eau vers l'oscule et à assurer ainsi le renouvellement du liquide dans l'intérieur de l'éponge; il crut en outre reconnaître que ce mouvement n'est pas synchrone, chacun des éléments étant entièrement indépendant des autres. Cette observation, renouvelée par d'autres auteurs (Vosmaer et Pekelharing), est en désaccord avec ce que nous savons du mouvement des cils vibratiles et des flagella. Depuis des recherches

(1) Les numéros qui suivent les noms d'auteurs sont formés par les deux derniers chiffres de l'année où a paru le travail auquel il est fait allusion.

bien connues (VERWORN, etc.) nous avons appris que le mouvement des éléments vibratiles tend à se propager sous forme d'ondes à la surface des territoires cellulaires; chacun des flagella n'entre en fonction que lorsque le flagellum de la cellule précédente a déjà accompli une partie de son mouvement, et lui-même commande en quelque sorte le mouvement du flagellum de la cellule suivante. Il serait intéressant de constater chez les éponges une exception à cette règle; malheureusement la preuve pour ou contre est difficile à faire. On ne peut pratiquer les examens microscopiques que sur des dissociations grossières, ou sur des coupes pratiquées à main levée sur l'animal vivant; dans les deux cas il est impossible de ne pas produire de déchirures sur des tissus aussi mous que ceux des éponges, de ne pas déterminer de solution de continuité dans l'assise cellulaire qui forme la paroi des corbeilles vibratiles. Nous savons, depuis les recherches de VERWORN, que toute solution de continuité dans une bande vibratile détruit l'harmonie qui existait en avant et en arrière de la section. Nous pouvons nous attendre à retrouver chez les éponges des faits de même ordre.

Lorsqu'on examine un fragment un peu volumineux pris dans une corbeille vibratile d'éponge calcaire, dont les dimensions se prêtent à de pareilles observations, on peut voir par places le mouvement des flagella se produire sous forme d'ondes, avec un rythme particulier au moment où se fait l'observation, mais qui à ce moment est le même pour tous les flagella d'un même territoire. Par contre, à côté de ces cellules à mouvement régulier, on en trouve d'autres qui ont une allure absolument désordonnée. L'examen de coupes grossières, faites sur des *Sycandra raphanus* vivants, ne m'a rien appris de plus. Comme il est bien difficile de faire la part du traumatisme dans ces phénomènes complexes, il m'a paru impossible de décider si les choanocytes doivent être rangés parmi les éléments épithéliaux à mouvements réguliers, ou doivent au contraire constituer un groupe spécial.

BOWERBANK a remarqué que le mouvement des choanocytes peut s'arrêter ou se ralentir à certains moments; l'auteur anglais avait même voulu généraliser ces phénomènes et décrire deux temps alternatifs: un, de courte durée et pendant lequel les flagella seraient animés d'un battement rapide, aurait servi à la nutrition de l'individu; l'autre, de durée plus longue, caractérisé par un mouvement lent, devait correspondre à la période de respiration.

C'est une erreur. Il est parfaitement admissible que le besoin de nourriture doit accélérer le mouvement des flagella, et HÆCKEL dit avoir constaté que le courant augmente de rapidité quand on ajoute des matières alimentaires à l'eau qui renferme les éponges. Il est vraisemblable également qu'un animal saturé de nourriture, gavé à refus, sera principalement occupé à la digestion des substances ingérées et ne sera pas excité à faire battre énergiquement ses flagella ; il y aurait à ce moment un repos relatif. Mais il est erroné de croire que cette période de calme représente une phase respiratoire : l'osmose des substances gazeuses se produit constamment et n'est nullement en relation avec le changement de rythme des mouvements ciliaires.

LENDENFELD, dans ses expériences d'alimentation artificielle et d'intoxication des éponges [89], a observé fréquemment l'occlusion des pores. Il s'agit alors d'un mouvement de défense qui amène une diminution momentanée dans l'intensité du courant aquifère. Puis, l'asphyxie gagnant l'éponge, les pores se rouvrent à nouveau et le courant reprend son allure normale.

La rapidité de ce courant n'est pas constante en tous les points de son parcours; ce fait résulte de la forme même du système de canaux que traversent les liquides. Nous avons d'abord à l'entrée un point rétréci, constitué par le pore inhalant ou par le cône, dans lequel le courant est très rapide ; on voit en effet que les particules solides en suspension dans l'eau de mer sont violemment entraînées en ce point vers l'intérieur de l'éponge. Puis se rencontre le système des canaux inhalants, où la circulation est relativement un peu plus lente ; à leur suite se place une dilatation, c'est la corbeille vibratile tapissée par les choanocytes. La conséquence de l'accroissement de diamètre qui se trouve en ce point est une brusque diminution dans la rapidité du courant. L'étroitesse des pores qui donnent accès dans les corbeilles détermine une augmentation notable de la rapidité du courant au niveau des prosopyles. Il est certain que cette disposition morphologique a pour résultat la formation d'un remous ou d'un tourbillon au point où l'eau pénètre dans la corbeille vibratile. Dans cette dernière les flagella, par leurs battements actifs, produisent un brassage énergique de l'eau et par conséquent des particules en suspension dans celle-ci. On trouve donc ainsi réalisée de la façon la plus complète possible, dans les corbeilles vibratiles, l'agitation du liquide circulant que nous verrons être nécessaire pour l'ingestion

des particules alimentaires. Il y a en ce point diminution de la pression et de la rapidité du courant inhalant, mais par contre contact plus intime de l'eau et des aliments qu'elle renferme avec les choanocytes qui sont les organes de l'absorption. On ne comprend donc pas cette assertion de Poléjaeff [83] que dans les corbeilles de *Sycon* il existe au centre, suivant leur axe, un courant très actif qui entraîne toutes les particules alimentaires, alors que le courant est relativement lent contre les parois. Ce fait est vrai pour la circulation dans les capillaires de l'homme, où l'on remarque une couche inerte au contact de l'endothélium, mais les conditions sont essentiellement différentes dans les deux cas, et il est impossible de les comparer.

Après la corbeille vibratile se trouvent les canaux exhalants, dans lesquels le courant reprend à nouveau une rapidité un peu plus grande. Généralement l'ensemble des canaux exhalants est d'un diamètre supérieur à celui des canaux inhalants.

Topsent signale que chez les *Clionides* la circulation de l'eau ne se fait pas suivant la marche normale : il y a abouchement direct des canaux inhalants dans le système exhalant, les corbeilles vibratiles seraient établies seulement en dérivation. Ce fait, que nie Lendenfeld, aurait des conséquences importantes au sujet de l'activité de la circulation chez ces animaux. En effet vivant enfouis à l'intérieur de corps solides, au moins pendant une certaine période de leur existence, ils ne peuvent pas avoir de rapports avec la mer par leur surface générale ; ces rapports ne peuvent s'établir que par les papilles qui se dressent de place en place. A cette première cause de gêne dans la circulation s'en ajouterait une deuxième due à la situation des chambres ; on conçoit en effet que placées ainsi en dérivation, en dehors du courant en quelque sorte, elles ne puissent produire qu'à grand'peine un effet utile. Ajoutons qu'un troisième obstacle à la circulation de ces animaux est représenté par leurs diaphragmes.

L'examen de coupes d'un certain nombre d'individus de *Cliones* (*Cl. vastifica* et *Cl. celata* principalement) ne me permet guère d'accepter l'opinion de Topsent. Pour la soutenir cet auteur s'appuyait sur ce fait que les corbeilles vibratiles ne communiqueraient avec le système aquifère que par une seule ouverture, volumineuse. Ce dernier point semble inexact, ainsi que Lendenfeld [96] l'a déjà constaté. J'ai pu voir sur des coupes, avec la plus

grande netteté, les pores qui font communiquer les cavités inhalantes avec les corbeilles vibratiles ; ils sont rarement plus de deux sur la coupe d'une corbeille. Les canalicules dans lesquels ils donnent sont fréquemment étroits et paraissent constitués parfois par de simples lacunes du tissu fondamental ; dans ce dernier cas évidemment ils ne sont pas tapissés par des cellules plates. Nous aurions ainsi par places, chez les *Cliones*, une disposition rappelant la structure trabéculaire des *Hexactinellides* ; ce serait entre de véritables trabécules que l'eau cheminerait pour aller des canaux aux prosopyles. Dans d'autres cas, je le répète, on constate nettement que les corbeilles sont situées entre deux canaux (1). La communication entre la corbeille et le canal exhalant se fait par une large ouverture. Je ne crois pas qu'il y ait lieu de séparer les *Cliones* des autres Spongiaires en ce qui concerne la structure de leurs corbeilles vibratiles. Les canalicules inhalants communiquent avec les exhalants par l'intermédiaire des chambres flagellées, qui peuvent ainsi travailler utilement à la production du courant aquifère. Topsent fait remarquer que l'on voit sur les coupes trop peu de pores pour qu'ils puissent être considérés comme des formations normales. La raison en tient à l'amibicité extrême de toutes les cellules des Cliones, si sensibles aux excitations extérieures. Le simple fait de sortir une Clione de l'eau et de la projeter dans un liquide fixateur suffit à l'exciter et à lui faire contracter ses diaphragmes ; rien d'étonnant à ce qu'elle ferme en même temps les pores de ses corbeilles vibratiles. On sait qu'un grand nombre d'éponges, les Cliones comprises, peuvent aussi fermer les orifices exhalants de leurs corbeilles.

Je ne m'arrêterais pas sur la cause de la progression de l'eau, sur le mouvement des flagella, tant l'accord semblait unanime chez tous ceux qui ont parlé des choanocytes, si dans leur *Traité de Zoologie concrète* Delage et Hérouard n'avaient pas fourni une interprétation nouvelle de ce phénomène. D'après ces auteurs la cellule active imprimerait un mouvement de circumduction très énergique à son flagellum primitivement contourné en hélice. La réaction de ce mouvement tendrait à faire tourner le choanocyte sur lui-même, en sens inverse de celui du flagellum ; comme le choanocyte est fixé,

(1) Cette disposition se trouve figurée, par places, dans un dessin de Topsent (01, fig. 57).

c'est l'eau qui est attirée à la cellule par un mouvement hélicoïdal. La résultante de tous les petits courants élémentaires ainsi formés est représentée par le courant général de l'éponge.

Cette explication est parfaitement acceptable au point de vue théorique en ce qui concerne les Choanoflagellés ; elle l'est beaucoup moins lorsqu'on considère les corbeilles vibratiles des Spongiaires. Remarquons en effet qu'une corbeille peut être schématiquement représentée par une sphère creuse percée d'un pore en deux points opposés. Lorsque tous les flagella entreront en mouvement, en admettant que les faits se passent conformément à la théorie précédente, l'eau contenue dans la corbeille sera attirée vers les choanocytes, contre la paroi de la corbeille, mais il n'y aura pas pour cela progression de liquide dans le système circulatoire. Les flèches par lesquelles on pourrait représenter la marche de l'eau seront normales à la surface de la sphère et neutraliseront leur effet, deux à deux, suivant les diamètres de la sphère. Il y aura simplement accroissement de pression dans l'intérieur de la corbeille. Il est à remarquer de plus que chez presque tous les Spongiaires l'ouverture qui met en rapport la corbeille et le canal exhalant (apopyle) est d'un diamètre supérieur à celle qui sert de débouché au canal inhalant. La conséquence de cette disposition est que le courant devrait se faire de l'apopyle au prosopyle, de l'oscule aux pores.

L'observation directe permet d'ailleurs de se faire une tout autre idée de la marche des choses. Les auteurs sont unanimes à reconnaître que le mouvement des flagella est comparable à celui d'un fouet, à celui que Valentin a appelé *motus undulatus*. On comprend très bien pour quelle raison physiologique il ne peut pas être le même chez les Spongiaires et chez les Choanoflagellés. Chez ceux-ci il sert à la progression de l'animal ou au contraire à l'adduction de l'eau ambiante ; il doit donc se produire autour d'un axe parallèle au grand axe de l'animal, ou mieux identique avec celui-ci. Tandis que chez les éponges le mouvement de l'eau résultant de l'action des flagella doit être, dans l'ensemble, perpendiculaire à l'axe des choanocytes. Des buts différents sont atteints par des procédés différents. Il y a lieu de tenir compte, il est vrai, de ce que les choanocytes ont un grand rôle à remplir, dont il sera question plus tard, celui de l'absorption des particules solides, ce qui nécessite que ces particules viennent à leur contact. Il n'est pas besoin pour

cela que le mouvement des flagella soit tel que l'ont imaginé Delage et Hérouard. Nous avons été amenés à admettre l'existence d'un remous au débouché des canaux inhalants dans les corbeilles. De plus la grande longueur des flagella est éminemment favorable pour déterminer un brassage énergique de l'eau circulante. Chaque choanocyte travaille d'une façon que l'on pourrait appeler aveugle, car une grande partie des corpuscules que son flagellum met en mouvement sera perdue pour lui. Mais dans l'ensemble d'une chambre flagellée ces diverses actions sont utilisées, et lorsque le liquide circulant sort par l'apopyle la plus grande partie des particules alimentaires qu'il renfermait s'est trouvée en contact avec des choanocytes.

Un organe énigmatique se rencontre chez un certain nombre d'espèces, c'est la cellule centrale des corbeilles. Delage, qui lui a donné ce nom, l'a observée [92] chez *Esperella sordida* et chez *Reniera densa*. Avant lui Sollas [88] l'avait remarquée chez diverses *Hexactinellides*. J'ai pu la voir aussi chez *Spongilla lacustris*, *Cliona vastifica* et *Cl. celata*. Ainsi que le fait observer Delage, il y a fréquemment de deux à trois cellules dans une même corbeille. Ce sont des cellules étoilées, à prolongements protoplasmiques très allongés, des cellules en araignée. Leur protoplasma est homogène, sans enclaves d'aucune sorte; les prolongements sont homogènes également, filiformes et vont se perdre entre les choanocytes. Dans un certain nombre de corbeilles quelques prolongements paraissent se fixer au bord de certaines collerettes, parfois même une seule collerette reçoit deux prolongements, comme si la cellule centrale faisait effort pour maintenir ces collerettes largement ouvertes. Dans des corbeilles voisines, dont les collerettes se soudaient par leur bord en une membrane continue, il ne m'a pas été possible de savoir si les prolongements traversaient cette membrane. Delage a pu suivre ces filaments protoplasmiques jusqu'au niveau du corps des cellules flagellées; je ne les ai pas vus pénétrer aussi loin. Dans un certain nombre de cas les flagella eux-mêmes étaient soudés à la cellule centrale et ne pouvaient pas être distingués des prolongements; il est probable que certains de ces aspects sont des artifices de préparation.

Le rôle des cellules centrales est extrêmement obscur. Sollas croyait avoir affaire à des cellules flagellées tombées dans la corbeille; cette opinion n'est pas admissible à cause de la forme des

cellules centrales et de leur constance relative dans les corbeilles vibratiles d'un individu donné. Leur aspect n'est pas celui des cellules en dégénérescence ; elles se colorent d'une façon très normale avec les divers colorants (hématoxyline ferrique, safranine-picro-nigrosine, bleu polychrome, etc.) ; elles possèdent une allure qui est toujours la même. S'il s'agissait réellement d'un choanocyte transformé, il faudrait admettre que chez certaines espèces les choanocytes subissent normalement une évolution spéciale en vue de remplir une mission encore mystérieuse.

Delage avait émis tout d'abord l'hypothèse que la cellule centrale pourrait être chargée d'une fonction spéciale. Il était pénétré des idées de Lendenfeld, qui ne croyait pas à l'existence entre les choanocytes d'un espace libre, le *peripheral space* de Dendy, et admettait que cet espace est comblé par une substance gélatineuse ; aussi avait-il supposé que la cellule centrale pourrait être chargée de sécréter cette substance, qui pour lui serait cependant très ténue et très rare et laisserait subsister le *peripheral space*. Il paraît être revenu de cette opinion et se demande [99] si l'on ne se trouverait pas en présence d'éléments amiboïdes de la mésoglée venus à la recherche des aliments que le jeu des flagella ferait passer à leur portée. Il avait combattu lui-même cette hypothèse en 1892, en faisant remarquer que les choanocytes sont les agents normaux de l'absorption des aliments et ne semblent nullement avoir besoin d'être suppléés. Ces hésitations sont très légitimes, car les cellules centrales sont vraiment étranges. Mais je reprends volontiers pour mon compte l'argument de 1892 ; du moment que ce sont les choanocytes qui ingèrent, quelle est la nécessité de ces cellules supplémentaires, qui ne peuvent que gêner le mouvement des flagella ?

Je me suis demandé [02 *b*] si l'on n'avait pas affaire à des amibocytes ayant émigré sous l'influence des phénomènes asphyxiques. J'ai pu constater que, dans les stades préagonaux ou agonaux, les cellules amiboïdes et les ovules de *Sycandra raphanus*, attirés par la chimiotaxie positive de l'oxygène dissous dans l'eau que contiennent les chambres, subissent des phénomènes de migration qui peuvent les conduire jusque dans l'intérieur du système aquifère. Il se pourrait que ce soient des faits de même ordre qui déterminent l'apparition des cellules centrales : je me garderai bien de faire la moindre affirmation à ce sujet. Je le répète, les cellules centrales

n'ont pas du tout l'aspect des cellules en dégénérescence et elles semblent jouer un rôle réellement actif.

La situation des cellules centrales ne nous apprend pas grand chose. Placées généralement vers le milieu des corbeilles, on les voit parfois au niveau de l'apopyle qu'elles semblent obstruer en partie. Je ne crois pas cependant qu'il y ait lieu de les considérer comme des éléments chargés de produire l'occlusion de l'apopyle et de régler ainsi le courant aquifère ; cette occlusion paraît être le fait des pinacocytes qui bordent l'ouverture exhalante des chambres chez un certain nombre d'espèces. D'autres fois la cellule centrale est rejetée au niveau des pores inhalants, entre les choanocytes. On peut dire qu'il est possible de la rencontrer en tous les points de la corbeille, bien que la position subcentrale soit la plus fréquente.

Je viens de rappeler que l'occlusion des apopyles paraît être due aux contractions des pinacocytes qui les bordent, celle des prosopyles me paraît être produite par le simple rapprochement des choanocytes. On sait que chez les *Hexactinellides* les choanocytes sont réunis par un beau réseau protoplasmique ; l'examen des coupes de *Syc. raphanus* permet de voir en certains points l'existence de prolongements filiformes qui relient les choanocytesentre eux ou avec les cellules profondes. Ces prolongements sont bien plus nombreux et plus puissants chez les éponges siliceuses. Lorsque les connexions qui réunissent les choanocytes entre eux agissent seules et se contractent, les choanocytes sont rejetés vers le centre des corbeilles vibratiles, les prosopyles se ferment. Au contraire si ce sont les prolongements vers les cellules mésogléiques qui se mettent en jeu, les choanocytes s'écartent, les prosopyles s'ouvrent.

On comprend que le jeu simultané de ces prolongements détermine la forme généralement sphérique ou ovoïde des corbeilles vibratiles, cette forme n'étant que le résultat des actions élémentaires produites par les cellules les unes sur les autres, à l'aide de leurs connexions. Dans les dissociations de Silicisponges à petites corbeilles on trouve en abondance des corbeilles intactes, sphériques d'ordinaire, dans la cavité desquelles les flagella s'agitent avec rapidité. A côté de celles-ci on en trouve d'autres qui se sont retournées en doigt de gant et dont les flagella sont situés au dehors. Il est très logique d'admettre que ces dernières ont été

blessées par l'aiguille à dissociation qui a lacéré leur paroi sur une longueur plus ou moins grande et déchiré un certain nombre de connexions protoplasmiques, et ce sont les prolongements restés intacts qui ont déterminé le retournement de la corbeille, en continuant à agir pour leur compte et sans contrepoids.

Dans les dissociations d'éponges calcaires il est très difficile de faire la part de ce qui revient aux contractions mésogléiques proprement dites dans le retournement des lambeaux de chambres flagellées. On sait qu'il est fréquent de voir dans les dissociations ces lambeaux avec leurs choanocytes groupés au centre, et leurs flagella qui s'agitent à l'extérieur.

Par la méthode des imprégnations au nitrate d'argent (Topsent) on observe un certain nombre de lacunes entre les pinacocytes qui revêtent les canaux. Ces lacunes, ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur des dissociations d'animal vivant, sont instables en un lieu donné et se forment ou disparaissent successivement, suivant le jeu des contractions des pinacocytes. Grâce à elles le milieu intérieur dans lequel sont baignées les cellules mésogléiques est en communication continuelle avec le liquide circulant. Par ces méats l'eau peut pénétrer dans les lacunes de la substance fondamentale, apportant avec elle les corps qu'elle tient en dissolution, gaz et aliments : c'est la continuation du courant inhalant en pleins tissus. On pourrait dire qu'il existe un *courant lacunaire inhalant*, chargé de fournir aux tissus profonds les substances nécessaires à leur respiration et partiellement à leur alimentation. Par ces méats encore est rejetée l'eau polluée, chargée d'acide carbonique et de produits de désassimilation ; c'est alors un *courant lacunaire exhalant* qui suit une direction inverse du précédent. On comprend que je n'emploie ici le mot de courant que dans un sens très large.

L'écartement des pinacocytes ou leur rapprochement détermine la formation ou la disparition des méats, aussi l'assise cellulaire qui borde les canaux nous apparaît-elle comme étant le régulateur de la circulation lacunaire. Il est vraisemblable que les pinacocytes, en réalité, ne règlent pas cette circulation au hasard de leurs contractions, mais que ces contractions elles-mêmes sont commandées par les phénomènes qui se produisent dans les régions plus profondes. La composition chimique de celles-ci détermine, au moment et à l'endroit utile, la mise en jeu des forces physico-chimiques qui produisent les changements de forme des cellules revêtantes.

Dans les dissociations on ne voit que très lentement, en général, se modifier la forme de ces cellules. Quelques-unes, cependant, montrent à ce point de vue une activité égale à celle des phagocytes.

Dans les dissociations de *R. simulans* j'ai remarqué à plusieurs reprises la présence de perforations à l'intérieur des pinacocytes. J'avais cru dans les débuts à des accidents de préparation, mais le fait m'est apparu trop fréquemment pour que je puisse mettre en doute son existence normale. On peut trouver des pinacocytes qui ont plusieurs perforations d'un diamètre très restreint, au plus égal à celui du noyau. Chez d'autres, les espaces vides peuvent être plus larges et atteindre même le diamètre d'une cellule normale. Dans ce cas on voit d'un côté le noyau avec la plus grande partie du corps cellulaire, de l'autre un filament protoplasmique plus ou moins mince qui limite la perforation. On pourrait aisément admettre que ces formations représentent des méats intracellulaires. Dans son essence le mécanime de leur apparition serait bien le même que pour celle des méats intercellulaires, mais il exigerait la mise en jeu d'une amibicité bien plus forte de la part des cellules actives et rappellerait ce que Minchin a décrit au sujet des transformations des porocytes. On peut objecter que les pinacocytes que j'ai examinés et qui possédaient ces formes étranges avaient subi des changements de forme anormaux sous l'influence de leur séjour sur la platine du microscope. Telle n'a pas été mon impression, et je crois que chez l'espèce citée ci-dessus les communications entre les lacunes interstitielles et l'eau de mer peuvent s'établir entre les pinacocytes ou au travers de ceux-ci. Topsent [87] figure des cellules contractiles de *Cliona* et de *Reniera* qui possèdent le même aspect perforé sur lequel je viens d'insister.

On sait que les *Hexactinellides* ont une structure trabéculaire qu'Ijima a bien mise en relief. Chez les espèces de ce groupe il ne faut pas songer à chercher de courant lacunaire inhalant ou exhalant, toute l'éponge étant en somme composée d'une masse de trabécules plongés dans l'eau de mer. Rapprochons ces trabécules, nous obtiendrons le choanosome des éponges plus compactes, mais il restera, entre les cellules qui représentent les trabécules primordiaux, les espaces lacunaires sur lesquels j'ai insisté plus haut et qui sont l'analogue des espaces intertrabéculaires.

On objectera peut-être qu'il est hasardé d'admettre l'existence de courants lacunaires d'après quelques déformations de pinacocytes.

Un argument de première valeur est fourni par les recherches histologiques de Topsent [surtout 87], que j'ai rappelées plus haut, et qui démontrent l'existence des méats intercellulaires sur l'animal vivant. On trouvera cités dans le cours de ce travail un certain nombre de faits qui conduisent également à admettre l'existence des méats et des courants lacunaires. D'ailleurs l'examen de la substance fondamentale elle-même permet aussi de poser les mêmes conclusions. Je reproduis ici les dessins que j'ai pris en examinant au microscope un fragment de substance fondamentale de *Suberites*.

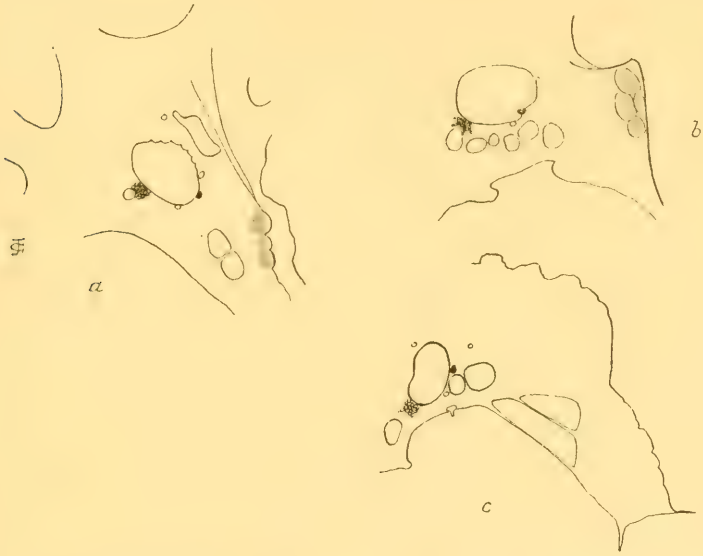


Fig. 1. — Substance fondamentale de *S. domuncula*. Dissociation. Grossissement 550 diam. *b* a été dessiné cinq minutes après *a*, *c* après cinq nouvelles minutes. On voit des sphérules éparses ; en un coin est un paquet de granulations rouges.

Sur la platine du microscope cette substance possédait des mouvements assez actifs et se contractait avec une certaine rapidité. Il m'a même semblé qu'il n'était possible de l'apercevoir que lorsqu'elle se contractait. On remarquera qu'une partie du dessin primitif n'est pas reproduite dans les deux derniers croquis ; quels qu'aient été le diaphragme et l'éclairage employés, j'ai dû renoncer à peu près à distinguer cette région, devenue d'une réfringence égale à celle de l'eau de mer. Dans les parties qui étaient soumises à des contrac-

tions, l'examen microscopique était au contraire des plus faciles. Je n'emploie les termes de mouvement et de contraction, bien entendu, que pour désigner les changements de forme d'une substance inerte par elle-même, mais qui paraît jouer un grand rôle par sa structure physique et par la facilité avec laquelle elle se prête aux déplacements des liquides et des corps solides. C'est dans les cavités, les vacuoles figurées dans les dessins ci-joints que je place le siège des courants lacunaires.

CHAPITRE II.

INGESTION DES ALIMENTS.

Les recherches sur l'alimentation des Éponges et sur la manière dont elles utilisent les aliments ingérés sont extrêmement nombreuses. Elles ont été faites suivant des procédés bien différents. On a placé des éponges dans de l'eau de mer renfermant des substances solides, colorées de préférence, et on a observé ensuite dans quelles cellules se trouvaient les particules ingérées. Ou bien on a mis des substances alibiles en contact direct avec les tissus des Spongiaires pour voir quelle serait leur destinée. Les éponges ont été parfois placées dans des solutions colorées ; on a ainsi cherché s'il y avait absorption des matières colorantes, et suivi leur évolution à l'aide de dissociations.

A côté de toutes ces méthodes de recherches, qui sont nécessairement employées sur les animaux vivants, il faut placer les études de chimie biologique sur les diastases qui rendent assimilables les aliments des éponges.

Nous allons examiner successivement ces diverses faces de la question.

Les recherches sur l'ingestion des particules solides ont été faites avec des poudres inertes comme l'indigo, le carmin et le charbon, ou avec des corps réellement alimentaires comme l'amidon, le lait, les bactéries. Remarquons immédiatement que nous nous hasardons trop peut-être en regardant l'acide carminique comme un corps inerte ; c'est un acide, jouissant par conséquent de propriétés chimiques suffisamment marquées pour pouvoir agir d'une façon appréciable sur les cellules vivantes. De plus, en présence des sels alcalins de l'eau de mer il subit une attaque sensible et entre partiellement en solution, si bien que les animaux en expérience se trouvent en réalité plongés dans une solution faible de carminates alcalins, renfermant du carmin solide en suspension. Cependant bien que, de par sa constitution chimique, l'acide carminique nous apparaisse comme susceptible de subir une combustion partielle dans l'organisme animal et de devenir en fait un véritable aliment

occasionnel, il ne paraît pas en être ainsi en réalité. Je n'ai rien vu de semblable à ce qu'ont signalé certains auteurs, pour lesquels les grains de carmin rejetés par les éponges posséderaient un volume moindre et des angles moins vifs qu'avant leur ingestion. De telles observations sont extrêmement difficiles à vérifier ; elles ne prouvent pas d'ailleurs que le carmin est partiellement digéré par les éponges, car les grains de carmin peuvent diminuer de volume en formant des combinaisons solubles avec des substances alcalines, telles que les ammoniaques composées qui sont rejetées par les Spongiaires.

Depuis Grant, qui découvrit la circulation des éponges en les mettant dans de l'eau de mer tenant des particules solides en suspension, cette méthode de recherches a été employée bien souvent, et un fait a été constamment observé, c'est que les éponges se remplissent, se gavent rapidement des substances solides qui leur sont offertes.

Lieberkühn [56, 57] a constaté l'absorption du carmin chez la *Spongille*, mais ne se hasarde guère à préciser quelles sont les cellules actives. Carter [56, 57, 70] a vu que chez la *Spongille* et chez *Teichonella labyrinthica* les choanocytes, seuls, ingèrent le carmin. Bowerbank [64] admettait que la capture d'indigo se ferait au niveau des canaux inhalants et de l'ectoderme. James-Clark [66] a vu l'ingestion directe des corpuscules d'indigo par les cellules à collerette, ce qui l'a conduit à supposer que ces cellules sont pourvues d'une ouverture buccale permanente. Hæckel [72], dans ses recherches sur les éponges calcaires (carmin, indigo), admet que les choanocytes ingèrent : « sie essen und trinken ».

Keller [78] admet que les cellules amiboïdes se chargent de la nourriture prise et assimilée par les cellules flagellées. Metschnikoff [79] a bien constaté l'absorption du carmin par les choanocytes des Calcisponges (*Ascetta primordialis*), mais il admet un processus différent pour l'alimentation des Silicisponges *(Spongilla, Reniera aquæductus, Siphonochalina coriacea, Halisarca Dujardini)* qui se ferait par l'intermédiaire des amibocytes qui bordent les canaux. Il ne refuse cependant pas [82] aux choanocytes le pouvoir d'ingérer des corps étrangers.

Vosmaer [81], au contraire, rend aux choanocytes la fonction d'ingestion, Lendenfeld [83, 84] croit que chez *Aplysina violacea* les cellules plates ectodermiques absorbent la nourriture qui serait ensuite prise par les amibocytes où elle serait digérée, et les choano-

cytes excrèteraient les résidus. Balfour [83] croit aussi que l'absorption peut se faire par les cellules qui tapissent les canaux inhalants jusqu'aux chambres ciliées; Schulze l'a informé par lettre que les cellules à collerette ont une fonction respiratoire et que les cellules dérivées des cellules granuleuses sont chargées de la nutrition. Heider [86] a vu que chez *Sycon raphanus* et *Oscarella lobularis* le charbon et le carmin sont ingérés par les cellules à collerette, chez les *Reniera* ces poudres ne feraient que traverser les plaques épithéliales de recouvrement et iraient s'accumuler dans l'intérieur des cellules mésodermiques.

Bidder [88, 95] a observé chez *Leucosolenia aspera* la capture du charbon par les choanocytes. Topsent [87, 98, 01] admet que les cellules mésodermiques sont chargées de l'ingestion (*Cliona celata*, *Reniera rosea*, autres *Renierinæ*, diverses *Monaxonides*). Lendenfeld [89] à la suite d'expériences très nombreuses effectuées avec du carmin, du charbon, du lait, conclut que c'est aux choanocytes que doivent être attribuées les fonctions d'absorption des aliments solides. Sollas [88] a vu que l'ingestion du carmin est faite par les choanocytes de la *Spongille*, celle des diatomées pourrait se faire par les cellules épithéliales. Delage [92] a observé l'ingestion du carmin par les choanocytes des *Spongilles;* Mastermann [94] arrive aux mêmes conclusions chez *Grantia compressa* (carmin, charbon); Weltner [96] également chez *Ephydatia fluviatilis* (carmin).

Loisel [98] admet l'ingestion par les cellules mésodermiques de *Spongilla fluviatilis* et de *Reniera Ingalli*, et cependant il trouve également des enclaves dans les choanocytes. Vosmaer et Pekelharing [98] ont vu ingérer les choanocytes de *Spongilla lacustris* et de *Sycon ciliatum*. Zemlitschka [00] arrive à des conclusions identiques après avoir immergé des individus de *Syc. raphanus* dans de l'eau de mer renfermant du carmin et du charbon. Dendy [01] ayant remarqué chez *Leucosolenia proxima* un réseau mésodermique à l'intérieur des cavités gastrales (nous aurons à revenir sur ce point), a admis à priori qu'il s'agissait de cellules groupées pour faire l'ingestion de particules alimentaires.

Ainsi qu'on peut le voir, les opinions des divers auteurs sont des plus variées. Il y a cependant un point à relever, c'est que, en ce qui concerne les Calcisponges, il y a avis à peu près unanime pour placer l'absorption au niveau des choanocytes. Pour les

autres éponges les avis diffèrent. Le plus grand nombre des auteurs cités ci-dessus s'accorde à faire encore des cellules flagellées les agents de l'absorption, et si nous exceptons du débat Bowerbank et Balfour qui paraissent parler seulement en théoriciens, si nous omettons Lieberkuhn dont l'opinion est assez hésitante et Lendenfeld (première manière) qui a rectifié sa manière de voir, il ne reste plus que les voix de Metschnikoff, de Topsent et de Loisel à opposer à celles du groupe compact des autres observateurs. Il est vrai que ces voix ne sont pas des moins autorisées. Heider et Sollas sont les seuls à accorder aux pinacocytes, dans certains cas, la faculté d'ingérer des particules alimentaires.

Il n'y a pas lieu de s'étonner que l'accord ne soit pas parfait sur une pareille question, puisque la méthode employée est sujette à de nombreuses causes d'erreur. Lorsqu'on met des éponges dans de l'eau tenant des particules inertes en suspension, il y a d'abord absorption par l'éponge d'une grande quantité de particules dont le sort est variable : quand elles ne sont pas susceptibles de digestion, un certain nombre seront presque immédiatement rejetées par les cellules qui ont fait l'ingestion. D'autres, on le verra, seront transportées dans le corps de l'éponge par les cellules mésogléiques auxquelles on aura alors chance de rapporter la faculté d'ingestion ; elles seront enfin rejetées, et le point où se fera cette excrétion pourra aussi être pris pour un lieu d'absorption. C'est à des causes d'erreur de ce genre qu'il faut rapporter, à mon avis, le résultat contradictoire des recherches brièvement résumées plus haut.

Aussi y a-t-il lieu de faire une place spéciale aux observations de Vosmaer et Pekelharing, qui ont opéré avec les plus grandes précautions. Ils ont remarqué que, après une demi-heure à une heure de séjour dans l'eau de mer renfermant du carmin ou du lait, on trouve ces matières en abondance dans les cellules flagellées des *Spongilles*, très peu au contraire dans les cellules mésogléiques. Si l'expérience se prolonge 24 heures, il y a plus de carmin dans la mésoglée que dans les corbeilles vibratiles ; en mettant ensuite les éponges dans de l'eau pure, on ne retrouve plus ou presque plus de carmin dans les choanocytes, alors que la mésoglée en renferme en abondance.

Les dernières expériences de Lendenfeld [89], qui sont de beaucoup les plus importantes sur cette question (le mémoire de l'auteur occupe près de trois cents pages et est orné de 24 planches),

ont porté sur 18 espèces, représentant les principaux groupes d'éponges, les *Hexactinellides* exceptées. Elles ont été effectuées avec du carmin, de l'amidon et du lait (1). Voici les principales conclusions de l'auteur :

1° L'absorption des substances alimentaires se fait dans l'intérieur du corps de l'éponge ;

2° Ce sont les cellules à collerette qui prennent normalement les matériaux contenus dans l'eau qui circule ;

3° Celles-ci ne se transforment pas lorsqu'elles sont gorgées de nourriture et n'émigrent pas à l'intérieur de la mésoglée ;

4° Il est probable que les grains de carmin ne sont pas cédés par les choanocytes aux cellules migratrices ;

5° Les corpuscules gras du lait sont ingérés par les cellules à collerette et sont cédés aux cellules migratrices.

L'auteur allemand a constaté aussi que l'espèce de bombardement déterminé contre l'éponge par le choc répété des corpuscules de carmin et d'amidon qui sont en suspension dans l'eau amène dans le début des expériences l'occlusion des pores de l'animal, que l'amidon a des grains trop volumineux pour être ingérés, que le lait est mal toléré par les *Chondrosiées*.

J'ai répété ces expériences, et je me suis servi à cet effet de carmin, d'amidon, de lait, de charbon et de bactéries. J'aurais voulu opérer sur des diatomées, mais il me fallait pour ces recherches des espèces à très petites dimensions. On m'avait conseillé de m'adresser à la flore des aquariums, je n'ai malheureusement pas pu réussir mes cultures. C'est un point à recommencer.

L'amidon employé a été l'amidon de riz. Lendenfeld fait remarquer que celui dont il s'est servi avait des grains trop gros, qui n'arrivaient même pas à traverser les pores de l'ectoderme ; les grains plus petits, qui pouvaient pénétrer jusqu'à l'intérieur de l'éponge, étaient encore d'un diamètre trop considérable pour pouvoir être ingérés par les choanocytes. Le même auteur nous avertit que Noll nourrit ses *Spongilles*, en aquarium, avec de

(1) J'omets à dessein de citer ses expériences sur l'action des poisons (morphine, etc.) qui ne rentrent pas dans le cadre de ce travail.

l'amidon de riz, et ses expériences l'amènent à conclure que l'éponge ne doit pas se nourrir de la matière amylacée, mais bien du glucose que les microorganismes doivent produire aux dépens de cette substance.

Avant d'employer l'amidon de riz, j'ai eu la précaution de le triturer longuement pour détruire les amas de grains qui le composent en partie, et pour fragmenter les grains eux-mêmes. Ainsi préparé, l'amidon a été ajouté à de l'eau de mer où se trouvaient des *Sycandra raphanus*, le tout étant maintenu agité par un barbotage d'air filtré. Après un nombre d'heures variable, les animaux ont été fixés par les vapeurs d'acide osmique, décalcifiés à l'acide picrique, inclus dans la paraffine et débités en coupes. On peut ainsi voir aisément que les grains d'amidon les moins volumineux sont ingérés par les choanocytes ; on constate même que ceux-ci peuvent absorber des corpuscules amylacés d'un volume égal au leur ou même supérieur (fig. 2).

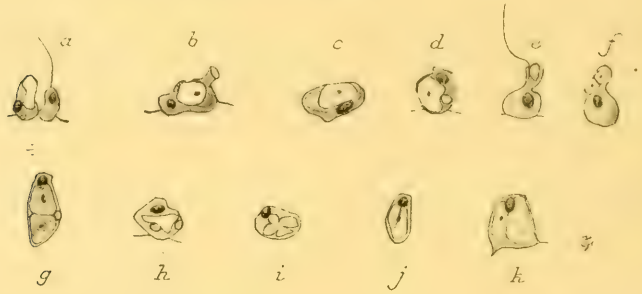


Fig. 2. — *Sycandra raphanus* nourri 3 heures à l'amidon de riz. Acide osmique en vapeurs, acide picrique. Hémat.-éosine. *a, b, c, d, h,* grains d'amidon partiellement englobés. En *d, g, h* se voient des vésicules.

J'ai déjà décrit [02 *c*] les vrais phénomènes de phagocytose qui se produisent à cette occasion. J'ai fait remarquer que l'on peut voir, accolées contre le corps étranger, des sortes de lames protoplasmiques qui constituent de véritables pseudopodes. Quand il s'agit d'une proie trop volumineuse, dont l'ingestion est particulièrement longue et pénible, le protoplasma de la cellule ingérante se réduit à une sorte de membrane qui s'amincit graduellement pour envelopper la substance nutritive. J'ai comparé cet aspect à celui de la cupule qui entoure le jeune gland du chêne. On voit parfois dans le protoplasma une ou deux sphérules, que dans certains cas

l'éosine a vivement colorées en rouge, et dont la nature exacte m'est inconnue.

Lorsque plusieurs grains d'amidon sont accolés ensemble, il est absolument impossible qu'un choanocyte arrive à englober un aliment d'un tel volume: on n'observe pas la formation de syncytium pour ingérer la masse alimentaire. Je le répète, les grains d'amidon étaient à l'intérieur des choanocytes ; pas un seul dans une cellule migratrice.

Il y a attaque ultérieure de la matière amylacée : en traitant les coupes par de l'eau iodée, on constate que les corpuscules d'amidon qui sont contenus dans les canaux prennent une teinte d'un violet gris tirant parfois sur le jaune, prouvant que l'hydrate de carbone a été partiellement attaqué au cours des manipulations successives. Les grains d'amidon inclus dans le protoplasma cellulaire se colorent franchement en jaune : c'est la couleur que prennent les dextrines dans des conditions analogues. En même temps le grain a été fissuré ou a élargi son hile ; parfois il a perdu la vivacité de ses angles, il a émoussé ses arêtes, a fait apparaître plus vives ses stries concentriques. Il n'y a place pour aucun doute : il a été très certainement sécrété autour du corps alimentaire un suc digestif capable de le dissoudre. Chose à remarquer, je n'ai vu que rarement des vacuoles autour des grains ingérés. Je crois que ce fait doit être attribué aux traitements subis par les préparations, à des séjours un peu trop prolongés dans les déshydratants.

Pour les essais d'alimentation aux bactéries (1) j'ai employé une espèce un peu volumineuse, afin de pouvoir la reconnaître sûrement et la distinguer des enclaves, bactériformes parfois, que l'on trouve si nombreuses dans beaucoup de cellules d'éponges. J'ai employé le *bacillus mesentericus*, que son innocuité rend autrement maniable que le bacille du charbon. L'espèce choisie a été ensemencée dans un milieu artificiel composé de :

Glucose.....	2 gr.
Peptone.....	1 gr.
Eau de mer.....	100 gr.

Neutraliser à la soude, stériliser à 120°.

(1) Ces expériences et un certain nombre d'autres analogues ont été faites dans le laboratoire de bactériologie de l'École de Médecine, que M. le Professeur Rietsch dirige avec le plus complet dévouement.

Le développement de cette espèce n'a pas été toujours heureux ; il y avait parfois dans mes cultures prédominance de formes anormales.

Au moment des expériences les tubes de culture ont été versés avec de l'eau de mer dans des cristallisoirs renfermant les éponges employées (*Syc. raphanus*, une *Sycone* indéterminée, *Reniera simulans*). Après un temps variable, les animaux ont été fixés par l'acide osmique en vapeurs, ou par le mélange de Zenker, débités en coupes et colorés par la méthode de Gram au violet de gentiane-éosine.

Fig. 3. — Choanocytes de *S. raphanus* renfermant des bactéries (*b. mesentericus*). Zenker. Gram au violet de gentiane-éosine. Gross. 800 d.

J'ai pu observer de la sorte que les bactéries qui pénètrent dans l'intérieur des éponges calcaires sont ingérées par les cellules flagellées. A cause de sa longueur parfois relativement grande, le filament végétal peut n'être pris par le choanocyte, au début, que par une de ses extrémités ; puis le phénomène d'ingestion progresse, tandis que le bacille est digéré.

Ainsi qu'on l'a souvent fait remarquer, le phénomène d'ingestion paraît devoir se faire fréquemment par le pôle supérieur du choanocyte, entre la collerette et le flagellum ; le fait n'est cependant pas constant. Il est actuellement démontré pour moi que toute la surface du choanocyte possède des propriétés amiboïdes suffisantes pour englober les particules alimentaires. C'était d'ailleurs déjà l'opinion de Hæckel.

Il y a un fait dont on ne se rendait pas compte chez les éponges nourries à l'amidon, c'est que les substances ingérées sont attirées chez *Sycandra* dans la partie profonde de la cellule, sous le noyau. Celui-ci est déplacé pour leur livrer passage, puis reprend sa place normale, au niveau du col du choanocyte. Il est vraisemblable que lorsqu'on trouve un corps étranger dans le col de la cellule, il a été saisi par le réactif fixateur au moment où il allait subir le mouvement de descente qui devait l'entraîner dans la partie inférieure de la cellule. Au total le choanocyte nous apparaît comme étant, au point

de vue physiologique, une sorte de phagocyte fixé. Il est capable d'ingérer par toute sa surface; cependant la présence de la collerette, à son pôle supérieur, dirige les substances alimentaires principalement vers le sommet du cône qu'elle forme, et c'est en ce point que la phagocytose paraît se faire avec le plus d'énergie.

C'est là la seule explication scientifique que nous puissions donner actuellement du rôle de cette énigmatique collerette (1). Ce rôle est d'autant mieux rempli que les collerettes laissent moins échapper de particules alimentaires, et avec cette conception il apparaîtrait que les corbeilles les plus parfaites sont celles qui possèdent une membrane de Sollas. L'accolement des collerettes en vue de la formation de cette membrane serait une manifestation de l'amibicité des cellules, dont le déterminisme serait strictement commandé par les besoins alimentaires de l'individu.

Les bactéries ingérées par les Calcisponges perdent leur colorabilité par la méthode de Gram à mesure que les sucs digestifs agissent sur elles. Elles finissent par ne plus garder le violet de gentiane et par se colorer à l'éosine avec une certaine intensité. C'est là un phénomène de bactériolyse. Je n'ai pas observé de digestion des bactéries très avancée, car les éponges plongées dans l'eau de mer additionnée de cultures mouraient assez rapidement. J'ai ainsi perdu les premiers individus que j'avais mis en expérience. J'ai alors opéré dans des temps plus courts, quatre à cinq heures au maximum.

Dans quelques cas seulement il m'a été donné d'apercevoir la présence d'une vacuole autour des bactéries ingérées. Je ferai à ce sujet la même remarque que pour la digestion des granules amylacés, et rien ne prouve qu'avant l'emploi des réactifs une vacuole n'ait pas existé autour de chacun des bacilles inclus dans les cellules.

Je n'ai pas observé de bactéries (*B. mesentericus*) dans les amibocytes des éponges calcaires sur lesquelles j'ai opéré.

Avec *R. simulans*, après cinq heures de séjour dans de l'eau de mer additionnée de cultures de *B. mesentericus*, il ne m'a été possible d'apercevoir que quelques très rares bacilles dans des choanocytes, aucun dans les cellules mésogléiques. L'individu mis en expérience devait avoir une vitalité très affaiblie. L'examen

(1) Je renvoie aux travaux de Bidder [92 *a*, 92 *b*, 95] ceux qui voudraient connaître la conception que se fait cet auteur du rôle des collerettes.

d'éponges siliceuses fixées au sortir de l'eau de mer, au retour de la pêche, a montré à plus d'un spongiologue et m'a montré à moi-même la présence de rares bacilles dans leurs phagocytes ; il permet également d'apercevoir des bacilles dans les choanocytes de *S. raphanus* examinés dans les mêmes conditions. Reste à savoir si les bacilles ainsi englobés dans les cellules mésogléiques sont des corps alimentaires, ou simplement des bactéries qui ont été phagocytées au moment où elles cherchaient à envahir les éponges. Les deux cas peuvent également se présenter. Les phénomènes de bactériolyse que j'ai obtenus in vitro avec les diastases de *R. simulans* s'accordent bien avec les observations précédentes pour montrer que les bactéries doivent pouvoir servir d'aliments aux éponges.

Les expériences d'alimentation au lait, effectuées sur *Syc. raphanus* et *Ren. simulans*, ne n'ont rien appris de plus que ce que nous dit Lendenfeld à ce sujet. Je dois noter cependant que le lait employé, lait de vache préalablement stérilisé à l'autoclave et conservé dans des tubes à essais jusqu'au moment de l'emploi, s'est montré réellement toxique pour les éponges. J'en ajoutais à l'eau de mer une quantité suffisante pour donner à celle-ci une opalescence sensible ; le séjour des éponges n'a pas pu être prolongé au delà de quelques heures. Il y avait bientôt apparition de phénomènes morbides.

Pour les essais au charbon j'ai employé du noir de fumée fin (noir de Paris des droguistes) que j'ai lavé à l'éther, puis à l'alcool et finalement à l'eau bouillante pour le débarrasser le plus possible des impuretés qu'il pouvait renfermer. Quant au carmin, il a été seulement broyé avec de l'eau de mer ; il s'en dissolvait une certaine quantité à la faveur des sels renfermés dans l'eau, et le liquide qui servait aux expériences était assez fortement coloré en rouge. J'ai opéré sur *S. raphanus*, *R. simulans* (1).

Avec *S. raphanus*, de la façon la plus évidente, les choanocytes ingèrent en quantité les corpuscules étrangers ; les cellules ne tardent pas à en être bourrées, bourrées à en perdre absolument leur forme normale. Quand elles sont fortement déformées on ne leur trouve jamais de collerette ni de flagellum : ces deux organoïdes de la

(1) Une unique expérience a été faite avec *Spongilla lacustris*, fixée au mélange de Zenker après alimentation au carmin. Je n'ai vu que quelques rares grains de carmin dans des cellules mésogléiques et des choanocytes. Je ne tiendrai pas compte de cette expérience.

cellule ont été évidemment rétractés pour permettre à celle-ci de se prêter à une plus grande distension.

J'ai déjà indiqué [02 *c*] que le terme de chimiotaxie ne peut guère s'appliquer à l'ingestion de particules inertes comme celles qui ont servi à ces expériences. Je comprends qu'on puisse encore se servir de ce mot dans le cas de l'ingestion du carmin, à cause des propriétés chimiques de ce corps ; il y aurait lieu cependant d'établir que le carmin possède une chimiotaxie positive à l'égard des choanocytes. Avec le charbon la question change. On peut encore, il est vrai, attribuer un rôle chimiotactique à l'air renfermé dans les pores de cette substance ; mais dans certaines de mes expériences je me suis servi de charbon qui avait été pendant un certain temps immergé dans de l'eau, puis avait été bouilli dans ce liquide avant d'être utilisé. Aussi je crois que le terme de thigmotaxie conviendrait mieux pour désigner le phénomène par lequel les cellules flagellées ingèrent les substances inertes qui passent à leur portée. Dans le plus grand nombre des cas cependant, dans la vie normale des individus, les produits ingérés sont vraisemblablement alimentaires et il s'agit d'une véritable chimiotaxie.

Au sujet de la répartition des corps étrangers dans les chambres flagellées, Zemlitschka (après Carter) a fait remarquer que l'ingestion du charbon est d'abord faite par les cellules qui bordent les pores ; cette observation est exacte. L'auteur exagère un peu toutefois s'il admet que tout le charbon est d'abord ingéré au niveau des pores ; il en est ainsi pour la plus grande partie seulement.

Il est facile de saisir la raison purement physique de ce fait : au niveau du débouchement des canaux inhalants dans les corbeilles vibratiles, au niveau des pores, j'ai signalé l'existence probable d'un remous qui a pour résultat de porter un très grand nombre de particules solides au contact des choanocytes les plus proches, mettant en jeu des phénomènes de chimiotaxie ou de thigmotaxie. Cependant toutes les substances ne sont pas ainsi absorbées ; un certain nombre d'entre elles ne viennent pas en contact avec les cellules qui bordent les pores et sont ingérées par des choanocytes plus éloignés. Il y a en fait une réelle exagération d'activité fonctionnelle de la part des cellules entre lesquelles débouchent les canaux inhalants, sans qu'il soit possible de saisir une différence entre ces cellules et celles qui les avoisinent au point de vue de la nature de leur contenu, de leur forme ou de leurs dimensions.

Il est bon d'ajouter à ce sujet que j'ai vainement cherché à faire ingérer du carmin aux choanocytes de *S. raphanus*, dans des dissociations. J'espérais m'assurer ainsi expérimentalement si l'ingestion du carmin n'est possible qu'au centre de la collerette. Presque jamais les choanocytes, parfaitement actifs cependant, n'ont montré de carmin à leur intérieur. J'ai cru pouvoir conclure de ces résultats négatifs que, si l'agitation déterminée par les flagella est nécessaire pour que les aliments puissent être ingérés, elle ne produit un effet réellement utile qu'à l'intérieur des corbeilles vibratiles. Dans les dissociations les grains de carmin étaient déplacés par les flagella, mais ils ne venaient pas en contact intime avec la surface des cellules. Dans les corbeilles vibratiles, où l'on pourrait presque dire que les choanocytes se bombardent à coups de particules solides, les tactismes se manifestent avec infiniment plus d'activité.

Les coupes de *Sycandra* montrent quelques grains de carmin ou de charbon englobés par des amibocytes ; c'est là, on peut le dire, une véritable exception.

Sur des coupes de *Reniera simulans* qui étaient restées trois heures dans de l'eau de mer renfermant du carmin, on trouve en abondance des grains colorés dans les corbeilles vibratiles ; un certain nombre de cellules flagellées en sont chargées, principalement, semble-t-il, au niveau des prosopyles. Les corpuscules ainsi ingérés sont rejetés par les choanocytes dans la substance fondamentale qu'elles recouvrent : on trouve de véritables amas de carmin derrière des cellules à collerette qui avaient dû être particulièrement actives. Les cellules amiboïdes s'emparent de ces corpuscules étrangers et les promènent à l'intérieur du corps de l'éponge : on voit des cellules migratrices ainsi chargées, soit au niveau des corbeilles vibratiles, soit dans des régions plus profondément situées. Des grains de carmin sont également libres, égarés entre les cellules de la couche mésogléique. Quelques-uns, rares, sont peut-être renfermés dans l'intérieur des pinacocytes qui bordent les canaux.

En examinant des individus de *R. simulans* gorgés de carmin pendant 24 heures, puis restés 20 heures dans de l'eau de mer pure, on constate que le carmin a envahi toute la mésoglée. On en trouve toujours dans les chambres flagellées, car le barbotage d'air employé pour aérer l'eau des flacons en expérience a pour résultat de tenir

en suspension le carmin rejeté par l'éponge et de le faire ingérer à nouveau. Toutes les cellules mésogléiques en renferment : cellules fixes, cellules sphéruleuses, cellules amiboïdes.

Après 72 heures de séjour dans l'eau de mer aérée l'éponge n'a pas encore perdu tout son carmin ; il est vrai que dans les dissociations les cellules de l'animal n'accusent plus qu'une activité assez faible, les stades agonaux approchent. Un peu de carmin dans les cellules fixes et les amibocytes, un peu dans les chambres flagellées.

L'alimentation au charbon fournit des résultats identiques. Après trois heures *R. simulans* possède des corpuscules noirs dans ses cellules flagellées, surtout au voisinage des prosopyles. Les grains de charbon sont cédés aux cellules amiboïdes voisines ou sont déversés dans la substance fondamentale. Quelques grains, à l'intérieur des choanocytes, sont entourés d'une auréole claire, vestige d'une vacuole. Quelques cellules fixes sont absolument bourrées de particules charbonneuses. Au niveau des pinacocytes des canaux se montrent des corpuscules de charbon ; il est assez difficile de voir s'ils sont intracellulaires ou simplement accolés à une cellule, par un peu de mucosité par exemple. Quelques-uns cependant semblent être intracellulaires, mais ils ne sont pas entourés d'une auréole claire. Peut-être sont-ils à l'intérieur de ces méats intracellulaires dont il a été question dans le Chapitre I.

Lorsque, après 3 heures de séjour dans de l'eau de mer renfermant du charbon, *R. simulans* est restée 15 heures dans de l'eau de mer pure, la mésoglée s'est en partie débarrassée de ses corps étrangers. Les cellules migratrices sont relativement pauvres en grains noirs ; au contraire quelques cellules fixes en sont entièrement bourrées. Parfois le charbon est intercellulaire. La plus grande quantité se trouve au niveau des chambres flagellées, extracellulaire ; il s'agit vraisemblablement de grains rejetés par les choanocytes ou excrétés par les canaux et qui se réunissent en amas, début de ces véritables bols fécaux sur lesquels je reviendrai.

Après 45 heures de séjour dans l'eau pure les cellules fixes ne sont pas encore débarrassées de leurs corps étrangers.

Ainsi qu'il résulte de ces expériences, *l'ingestion des particules solides qui parcourent les canaux des Spongiaires est dévolue aux choanocytes, tandis que le transport dans l'intérieur du corps des substances ingérées appartient aux cellules migratrices.*

Le seul examen théorique de la question permet d'ailleurs, à priori, de supposer qu'il en soit ainsi, et montre qu'aucune autre partie du corps des éponges ne paraît se prêter mieux que les corbeilles vibratiles à l'alimentation de l'individu. Si nous considérons par exemple l'ectoderme, nous voyons que c'est une assise de protection, un épithélium plat, dont les cellules possèdent une amibicité assez forte, mais n'ont pas une forme convenable pour ingérer les substances alimentaires. Il faut, pour remplir ce rôle, des cellules ayant une forme plus ou moins massive, une longueur suffisante pour permettre l'absorption d'une quantité de nourriture appréciable. On peut appliquer le même raisonnement aux cellules qui bordent les canaux. C'est au niveau des corbeilles vibratiles seulement que se rencontre un épithélium dont la forme est théoriquement en rapport avec le but à atteindre.

Dans les corbeilles vibratiles, ainsi que nous l'avons vu, l'agitation déterminée par les flagella favorise beaucoup l'ingestion des particules alimentaires, qui sont plus ou moins projetées contre les choanocytes, sur les parois des chambres. Au contraire dans les canaux le courant est beaucoup plus uniforme et sa marche plus rapide ; beaucoup trop de particules échapperaient à l'absorption si les cellules bordant les canaux en étaient chargées.

Les auteurs qui refusent aux choanocytes la propriété de subvenir aux besoins alimentaires de la colonie, pour l'attribuer aux cellules amiboïdes, doivent admettre que celles-ci viennent puiser les aliments dans la cavité du système aquifère, ou bien que les substances nutritives pénètrent dans la substance fondamentale avec le courant lacunaire inhalant sur lequel je me suis déjà arrêté. Cette dernière hypothèse se vérifie certainement pour les corps dissous dans l'eau et pour un certain nombre de particules solides ; la destinée de ces dernières n'est pas douteuse, elles sont ingérées par les amibocytes. Mais le système des lacunes intercellulaires est certainement trop instable, trop inconstant, trop variable pour qu'il puisse servir normalement de porte d'entrée aux aliments solides. Quant aux substances dissoutes dans l'eau, il n'est pas nécessaire de faire intervenir les cellules amiboïdes dans leur ingestion : tous les éléments de l'organisme peuvent s'en laisser imprégner. La première hypothèse n'est pas plus facilement acceptable que la seconde ; on n'a signalé, à ma connaissance, en fait de cellules mésogléiques libres dans le système aquifère, que les porocytes de Minchin (dans

certaines conditions), les cellules centrales des corbeilles, les cellules sphéruleuses en voie d'élimination dont l'étude sera faite plus loin et les cellules dont j'ai signalé les migrations dans les états préagonaux ou agonaux chez *Syc. raphanus* et que DENDY me paraît avoir observées également chez *Leucosolenia proxima*.

La destinée ultérieure des corps ingérés a été discutée. On verra plus loin quelles ont été les théories fournies par BIDDER, MASTERMANN, etc. D'après l'examen des animaux que j'avais mis en expérience j'ai pu m'assurer, je le répète, que les particules alimentaires ou autres sont déversées par les choanocytes, chez les Incalcaria, dans la substance fondamentale. Les phagocytes s'en emparent ensuite pour les transporter dans l'organisme. Nous avons vu que toutes les cellules arrivent à être bourrées de corps étrangers. Aussi je ne m'explique pas que LENDENFELD, dont les recherches sur cette question ont porté sur un grand nombre d'individus, ait pu croire que les grains de carmin ne sont pas cédés aux cellules migratrices. Je suis obligé de me séparer aussi sur ce point de ZEMLITSCHKA, qui n'admet pas que les particules non alimentaires puissent parvenir aux amibocytes de *S. raphanus*; je rappelle que j'ai observé quelques grains de carmin ou de charbon à l'intérieur des cellules amiboïdes de la même espèce.

CHAPITRE III.

DIGESTION DES ALIMENTS, DIASTASES.

LOCALISATION DE LA FONCTION DIGESTIVE.

Krukenberg, qui a si puissamment contribué au développement de nos connaissances en chimie biologique, a effectué aussi des recherches [80 *a*] pour voir où se produit la digestion des aliments chez les Éponges.

A cet effet il plaçait de la fibrine crue à la surface des animaux ou au contraire à leur intérieur ; la fibrine était parfois mise dans de petits sacs (Mullsack). Il a constaté ainsi que la fibrine crue se digère à la surface de *Suberites domuncula* et de *S. massa* ; chez cette dernière espèce la digestion se fait aussi à l'intérieur de l'éponge, chez la première non. La digestion se fait dans l'oscule de *S. domuncula* exactement comme à la surface. Elle se fait à la surface de *Chondrosia reniformis*, et non à l'intérieur ; elle ne se produit pas à la surface de *Hircinia variabilis*, *Spongelia elegans*, *Euspongia adriatica*. Mise dans un petit sac, la fibrine ne diminue pas de poids dans les cavités de la surface de *Geodia gigas* et son poids augmente au contraire quand on l'enferme dans l'intérieur de l'éponge.

Krukenberg n'a pas osé ajouter de conclusions à la relation de ces expériences. Les résultats sont trop variables pour qu'on puisse en retirer le moindre enseignement. Le problème d'ailleurs n'était pas serré d'assez près, et les causes d'erreur étaient trop multiples. Lorsque la fibrine a été digérée à la surface du corps d'une éponge, il faut en rendre responsables les infusoires, les autres animaux et les bactéries qui sont loin de manquer dans l'eau de mer ; quand l'eau a été relativement stérile, la digestion n'a pas eu lieu.

En vue de rechercher quelle est la réaction dans les vacuoles digestives des éponges, j'ai essayé de reprendre ces expériences avec de la fibrine crue, de veau, lavée à l'alcool et à l'éther et conservée dans la glycérine. Avant l'usage cette fibrine était lavée plusieurs heures à l'eau largement renouvelée, puis employée directement ou

trempée dans la teinture de tournesol et lavée à nouveau. Elle était ensuite placée à l'intérieur du corps de certaines éponges (*Sub. domuncula*, *Syc. raphanus*). Les résultats ont été constamment négatifs. Les individus examinés ont en quelque sorte commencé leur travail de cicatrisation au dessous du corps étranger. Ce résultat n'a rien qui puisse nous étonner ; il nous prouve que *les cellules de l'éponge n'émettent pas de ferments digestifs dans le liquide qui les baigne, que la digestion est intracellulaire chez les éponges.*

Dans quelles cellules se localise la fonction digestive ?

Pour Hæckel [72] la digestion se ferait à l'intérieur des cellules flagellées, « microscopiques laboratoires » où seraient décomposés et brûlés les produits carbonés. Metschnikoff [79] se demande s'il n'y a pas chez *Halisarca Dujardini* migration dans l'intérieur de l'animal des cellules endodermiques bourrées de nourriture. Il admet que chez la plupart des éponges ce sont les cellules mésodermiques, les phagocytes qui ont le pouvoir de digérer. Sollas [88] dit avoir constaté que les cellules épidermiques ingèrent des diatomées, puis s'enfoncent dans le mésoderme. D'après Lendenfeld [89] les globules de lait seraient passés aux cellules migratrices par les choanocytes ; les aliments seraient normalement cédés plus ou moins assimilés aux cellules migratrices qui servent certainement de transport pour la nourriture. Pour Mastermann [94] les choanocytes de *Grantia compressa*, bourrés de carmin, perdent leur flagellum et s'enfoncent dans les couches sous-jacentes où ils prennent la forme d'éléments migrateurs ; ils seraient peut-être phagocytés par des amibocytes. Bidder [95] pense que la migration telle que se la représente Mastermann est un phénomène asphyxique. Pour lui les cellules flagellées des *Heterocœla*, et sans doute des *Silicea*, s'allongent après avoir fait la digestion des aliments et deviennent étroitement pressées les unes contre les autres ; dans la partie basale ou *plinthe* s'accumulent des sphérules, colorables in vivo par le brun Bismark et que l'auteur assimile aux substances de réserve, dans la partie distale ou *colonne* se trouve le noyau. La plinthe se détache et sert sans doute à nourrir les cellules amiboïdes et les ovules ; les colonnes recommencent un nouveau cycle.

J'ai montré [02 *b*] ce qu'il y a d'erroné dans l'opinion de Bidder ; la transformation des choanocytes en plinthes et en colonnes est un phénomène dégénératif que l'on peut produire à volonté en laissant

asphyxier les *S. raphanus* et qui ne se manifeste pas lorsque les éponges sont maintenues dans de l'eau aérée, même lorsqu'elles sont gorgées de nourriture à refus. LENDENFELD [89] a figuré également cette altération des cellules flagellées de *S. raphanus*. TOPSENT [87] a signalé chez *Amorphina panicea* une déformation des choanocytes rappelant la précédente ; le noyau serait encore porté dans la partie distale de la cellule. J'ai vu des aspects analogues chez *Syc. ciliata* et chez *Cliona celata* ; chez celle-ci le noyau reste dans la partie proximale de la cellule, dans la plinthe de BIDDER. Pour *S. raphanus* j'ai observé sur des dissociations que les cellules ainsi déformées n'agitaient plus leur flagellum, d'ailleurs généralement disparu ; par contre les cellules voisines pouvaient avoir gardé une certaine activité de leur flagellum.

Je retrouve un dessin qui me rappelle absolument mes préparations de *Syc. raphanus* asphyxiés dans un travail de DENDY [91]. Cet auteur a vu un réseau syncytial, qu'il croit être de nature mésodermique, dans les cavités gastrales de *Leucosolenia proxima* et a édifié sur cette disposition un type de structure d'*Homocœla*, son type E. J'ai la conviction absolue que l'auteur a figuré des phénomènes dégénératifs ayant atteint à la fois les choanocytes et un peu les cellules mésogléiques ; son dessin représente d'ailleurs des choanocytes déformés. Je me refuse à admettre avec lui qu'il ait eu affaire à un réseau mésodermique chargé d'absorber les particules alimentaires.

Phénomène dégénératif aussi la migration décrite par MASTERMANN ; les dessins fournis par l'auteur laissent d'ailleurs à penser que les éponges examinées par lui devaient être fortement altérées déjà ou qu'elles ont subi l'action de fixateurs réellement insuffisants. C'est vraisemblablement une erreur d'observation qu'a commise SOLLAS en attribuant aux cellules épidermiques la faculté de digérer des diatomées après les avoir englobées.

Je crois qu'en réunissant les résultats de mes expériences avec ceux qu'ont obtenu un certain nombre d'auteurs, il est possible de résoudre la question qui nous occupe. Il y a certainement, chez *S. raphanus*, digestion d'une partie au moins des aliments à l'intérieur des choanocytes. J'ai vu les grains d'amidon inclus dans les cellules flagellées de cette espèce modifier leur colorabilité par l'iode et subir des altérations diverses. J'ai pu constater également que les bactéries (*b. mesentericus*) ingérées par les choanocytes

perdent graduellement à l'intérieur de ces cellules la propriété de rester colorées par la méthode de Gram, qu'il y a bactériolyse.

En est-il de même pour les Acalcaria ? Je crois que les choanocytes, chez ces espèces, conservent encore au moins partiellement la faculté de digérer les aliments qu'ils sont chargés d'ingérer, mais cette fonction me paraît appartenir surtout aux cellules mésogléiques. Nous avons pu constater que chez les Acalcaria, à mesure qu'a diminué le volume des choanocytes, leur rôle semble avoir diminué d'importance. Ils repassent immédiatement aux cellules mésogléiques les particules solides qu'ils ont extraites de l'eau de circulation, leurs faibles dimensions leur interdisant d'accumuler des aliments dans leur intérieur. Il est certain que dans ces conditions le temps matériel manque absolument pour que les aliments puissent être sérieusement attaqués par des enzymes sécrétés par les choanocytes.

Les cellules mésogléiques dans lesquelles on voit, à l'intérieur de vacuoles, des substances solides intentionnellement employées comme objets d'expériences, doivent vraisemblement pouvoir digérer les aliments. On sait d'ailleurs combien on trouve souvent, à l'intérieur des amibocytes des Acalcaria, des enclaves diversiformes de nature alimentaire évidente. Aussi j'approuve absolument l'idée de Topsent lorsqu'il appliquait aux cellules mésogléiques le nom de « cellules digestives ». Il a reconnu lui-même que ce nom ne les désignait pas suffisamment, ne soulignait pas assez leurs diverses propriétés. Je le trouve défectueux aussi parce que chez les Calcaria les cellules mésogléiques ne sont plus les cellules digestives, et qu'il est illogique de donner un nom différent aux cellules mésogléiques des Calcaria et à celles des Incalcaria.

J'ai constaté nettement, chez *Spongelia pallescens elastica massa*, que les amibocytes peuvent se comporter comme des phagocytes des mieux déterminés. On sait que cet espèce vit communément en symbiose ou en commensalisme avec *Oscillatoria Spongeliæ*. En examinant au mois de septembre un individu de cette espèce, j'ai vu dans des dissociations qu'un certain nombre de cellules de l'algue étaient englobées par des cellules amiboïdes de l'éponge. Les éléments de l'Oscillaire étaient primitivement arrondis ; leur pigment rouge brun se condensait par places, puis transsudait à travers la membrane et pénétrait dans le protoplasma de l'amibocyte où il se réunissait en sphérules. La cellule végétale était alors verte,

et irrégulière généralement. La chlorophylle suivait ensuite le pigment rouge ; l'amibocyte renfermait alors à la fois des sphérules brunes et d'autres verdâtres. Le pigment vert était cependant plutôt diffus dans le protoplasma de l'amibocyte. Certains macrophages géants, et pourvus sans doute d'une activité exaltée, renfermaient jusqu'à trois ou quatre cellules végétales.

Les petits phagocytes, incapables d'englober les algues, se contentent de les perforer ; par l'ouverture faite ils pénètrent

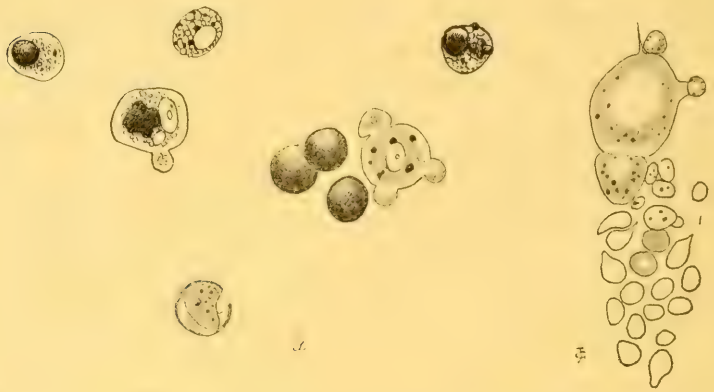


Fig. 4. — *Spongelia pallescens elastica massa.* Dissociation. Gross. 800 d. En *a* un phagocyte est encore renfermé à l'intérieur d'une membrane d'algue, dont il a dévoré le contenu.

graduellement à l'intérieur de la cellule et en dévorent le contenu. On trouve aussi dans les dissociations des membranes d'algue vides, possédant une ouverture déchirée, irrégulièrement étoilée.

Ces faits sont intéressants en ce qui concerne l'histoire des associations entre algues et éponges, et confirment bien ce que Famintzin et Le Dantec avaient déjà vu au sujet des rapports entre les Protozoaires et les algues symbiotes.

Bien que les notes que je vais ajouter n'aient que des rapports éloignés avec la question que j'étudie en ce moment, je vais les reproduire pour ne pas morceler les observations que j'ai pu faire sur ces dissociations de *Spongelia*. On trouvait par places, dans les préparations, des phagocytes géants, bourrés de particules incolores et verdâtres, brunes parfois, entourés d'une véritable auréole, d'un

essaim de dix à vingt petits phagocytes. On voyait très manifestement se former à leur périphérie des pseudopodes qui étaient ensuite rétractés ou dont la pointe s'élargissait en spatule, s'arrondissait. Dans cette extrémité hyaline apparaissaient des granulations (fig. 4), groupées en une sphère, et la base du pseudopode se rompait : un jeune phagocyte venait de naître. Parfois ceux-ci émettaient bientôt des pseudopodes et émigraient ; d'autres fois ils restaient groupés et en diaphragmant fortement on semblait deviner des stries fines, comme si une sorte de mucosité avait englué l'amas. Un fait dont le déterminisme m'échappe, c'est que certains de ces jeunes phagocytes étaient bientôt repris par un nouveau pseudopode de la cellule-mère, formé au même point que le précédent ; la petite sphère granuleuse, renfermant à la fois une partie des granulations incolores et des granulations colorées de la cellule-mère, faisait retour à celle-ci, mais ne tardait pas à être rejetée par le même mécanisme que la première fois. J'ai vu ainsi un jeune phagocyte qui a été successivement émis, puis repris trois fois de suite dans l'espace de dix minutes ; il n'a dû sa liberté qu'à sa fuite, car il aurait été certainement repris une quatrième fois s'il ne s'était pas éloigné hors de portée des pseudopodes. On saisit mal la raison de ces hésitations cellulaires : les forces physico-chimiques qui ont produit l'émission d'une cellule-fille doivent rester les mêmes après que cette cellule a passé quelques secondes en liberté ; un nouveau pseudopode qui vient à la rencontrer devrait la respecter, semble-t-il. Y aurait-il eu, au moment de la rupture du pédoncule qui portait cette cellule-fille, rupture aussi de quelque sphérule alimentaire qui par chimiotaxie aurait déterminé un retour agressif du pseudopode? J'en doute, mais je ne me suis pas expliqué le pourquoi des faits que j'avais observés.

Pour en revenir à la localisation de la fonction digestive chez les éponges, et pour résumer en quelques mots les pages qui précèdent, je me crois en droit de conclure que *chez les Calcaria la fonction d'ingestion et celle de digestion pour la plus grande partie sont dévolues aux choanocytes ; chez les Incalcaria les choanocytes ingèrent, les amibocytes digèrent. La digestion est intracellulaire.*

EXPÉRIENCES AVEC LES MATIÈRES COLORANTES SOLUBLES.

On a essayé, pour se rendre compte de la façon dont se fait l'absorption chez les éponges et pour voir l'évolution des substances absorbées, de plonger les animaux dans des solutions colorantes.

Metschnikoff [79], par cette méthode, n'a pas observé de changement de coloration du tournesol ingéré par les *Spongilles*. Loisel [98] a constaté, en opérant sur *Ren. Ingalli* et *Spong. fluviatilis*, que les matières colorantes solubles se retrouvent surtout dans les cellules digestives (mésogléiques) mais aussi dans les choanocytes ; les cellules sphéruleuses absorbent difficilement, les spongoblastes plus difficilement encore. La couleur peut se trouver sous forme de vacuoles ou de vraies sphérules paraissant avoir une membrane propre. Le rouge Congo devient violet sombre chez *R. Ingalli*, brun presque noir chez *Spongilla ;* le tournesol devient rose à l'intérieur de la dernière espèce, toutefois les cellules ayant du tournesol rougi sont très rares ; l'alizarine sulfo-acide, l'orangé III et la tropéline OO ne donnent pas de résultats ; ceux-ci sont très inconstants avec le bleu de méthylène. La matière colorante du safran, le vert d'iode, l'orcanette ne sont pas absorbés, la nigrosine colore seulement la spongine du squelette, le rouge neutre et le bleu du Nil sont absorbés avec facilité. Loisel a pu remarquer aussi que dans un mélange de colorants les éponges en prennent certains avec élection et que, mieux encore, la sélection se continue à l'intérieur des cellules, certaines enclaves cellulaires étant électivement colorées par une des couleurs du mélange, à côté d'autres enclaves différemment colorées.

Bidder [92*a*] avait mis dans de l'eau renfermant du carmin d'indigo des individus d'*Ascetta clathrus* et d'*A. primordialis*. Après quelques heures (vingt-huit pour la dernière espèce) il n'a retrouvé le colorant que dans ses « cellules de Metschnikoff » (porocytes de Minchin) et dans les cellules ectodermiques.

J'ai refait ces expériences, partiellement, chez *Syc. raphanus*. Avec l'alizarine sulfoconjuguée, en solution dans de l'eau de mer, les *Sycandra* avaient après 24 heures de séjour une teinte rose violacé identique à celle de l'eau de mer qui les baignait, un peu plus foncée cependant. Au microscope on pouvait voir à l'intérieur

des cellules, de nature diverse, de rares enclaves petites, rouges. Au total la coloration de l'individu paraissait plutôt due à la teinte prise en masse par les tissus qu'aux enclaves renfermées dans les cellules.

Avec la tropéoline il n'y a pas eu généralement d'absorption, avec le rouge Congo non plus ; aucun changement de coloration des individus.

Avec le tournesol, après 24 heures de séjour, les individus de *Sycandra* ont pris dans l'ensemble une teinte violacée, plutôt rose. A la dissociation on peut voir que les cellules à collerette et les amibocytes renferment à la fois du tournesol bleu et du tournesol rose. A un faible grossissement les cellules apparaissent comme faiblement roses et cependant, lorsqu'on emploie un objectif assez puissant, on constate que les globules bleus sont d'une couleur plus intense que les roses. Il faut donc admettre, ou bien que le protoplasma lui-même est coloré en rose, ou qu'il renferme une grande quantité d'enclaves, de dimensions extrêmement réduites, dans lesquelles le tournesol est devenu rouge. Cette dernière hypothèse est évidemment la plus acceptable. Il y a lieu de noter encore que les sphérules bleues sont plus irrégulières que les roses au point de vue de leur forme ; un très grand nombre ne sont pas régulièrement sphériques. De plus elles sont placées plutôt sur les bords de la cellule, les sphérules roses se trouvant plus près du centre.

Dans un examen microscopique j'ai pu constater l'émission de deux de ces sphérules bleues, rejetées par deux choanocytes ; le phénomène s'est produit à l'intérieur de la collerette de ces cellules. Le corps rejeté était piriforme dans un cas, sphérique dans l'autre, et ils renfermaient tous les deux à leur intérieur un point fortement coloré en bleu. Ils ont gardé dans l'eau de mer leur forme et la netteté de leurs contours.

Cette recherche, refaite avec *Suberites domuncula*, n'a pas été bien probante. Après 24 heures de séjour dans l'eau de mer additionnée d'une solution neutre de tournesol, il ne m'a été possible d'apercevoir que de rares enclaves bleuâtres, aucune rose. Il est vrai que les tissus de l'animal sont trop colorés pour se prêter à des recherches dans cette voie.

L'ensemble de ces résultats ne me paraît pas permettre des conclusions bien fermes. Le rouge Congo et le tournesol ont accusé une réaction acide à l'intérieur des cellules de *R. Ingalli* pour les

expériences de Loisel ; le premier colorant ne m'a fourni aucun résultat chez *Sycandra*, le deuxième a indiqué une réaction plutôt acide à l'intérieur de la même espèce. L'alizarine sulfoconjuguée, par contre, aurait plutôt indiqué que les tissus de *Sycandra* possèdent une réaction alcaline. Pour pouvoir interpréter ces résultats, il faudrait connaître exactement la nature des vacuoles qui renfermaient les matières colorantes ; étaient-elles digestives, étaient elles excrétices (1) ? Il serait difficile de le préciser. Nous ne savons pas non plus si nous n'avons pas sous les yeux des phénomènes pathologiques, dus à des excitations anormales. Cependant le fait que j'ai pu assister chez *Sycandra* à l'émission de sphérules bleues, renfermant un point fortement coloré en bleu, me paraît indiquer que chez cette espèce les enclaves bleues pourraient se trouver plutôt en rapport avec le phénomène de l'excrétion. On verra plus loin que chez les éponges l'excrétion des déchets azotés paraît s'effectuer, pour une partie au moins, sous forme d'ammoniaques composées possédant une réaction alcaline et dont un certain nombre de sels, à acides organiques, ont certainement la propriété de bleuir le tournesol. Il serait donc assez logique de supposer que chez l'espèce étudiée les enclaves colorées en rose par le tournesol seraient plutôt en relation avec les fonctions de digestion.

Quant à vouloir saisir un rapport entre la présence des matières colorantes dans certaines cellules des éponges et les fonctions d'ingestion et d'excrétion, il ne faut guère y songer ; de l'absence de colorant dans certaines cellules il ne faut pas conclure que cette substance ne s'y trouve pas dissimulée, sous forme de dérivé incolore par exemple. Nous savons d'ailleurs avec quelle facilité un très grand nombre d'animaux aquatiques se laissent imprégner in vivo par des couleurs très variées, sans en paraître le moins du monde incommodés. Ce sont là des phénomènes d'imbibition, qui n'ont rien à voir avec l'ingestion des aliments. La manière même dont sont recouvertes toutes les parties du corps des Spongiaires qui sont en contact avec l'eau de mer indique que ces phénomènes d'imbibition doivent s'effectuer chez eux avec la plus grande facilité. Nous ne voyons partout, sauf au niveau des chambres flagellées, que des

(1) Il n'y a rien d'étonnant à ce que la formation d'un acide en un point de la cellule s'accompagne de l'apparition en un autre point de corps à réaction alcaline, et réciproquement.

cellules de recouvrement plates, laissant parfois entre elles des méats. Ce sont là des conditions qui favorisent de la manière la plus parfaite l'échange des liquides aussi bien que des gaz. La mince membrane vivante possède un pouvoir électif qui lui permet de s'opposer pour un temps au passage des substances dangereuses : elle se laisse traverser par d'autres avec la plus grande facilité.

J'ai essayé de refaire d'une autre manière les expériences précédentes, en enfonçant dans les tissus des éponges des tubes capillaires fermés à une extrémité et renfermant de la gélatine additionnée de substances solides ou de matières colorantes. Une solution de gélatine à 20 % dans de l'eau de mer, neutralisée à la soude, a été additionnée des substances suivantes : carmin finement trituré, en suspension dans de l'eau de mer, charbon (noir de fumée lavé à l'éther, à l'alcool, puis à l'eau bouillante), tropéoline, alizarine sulfoconjuguée, tournesol. Le mélange fut aspiré chaud dans des tubes capillaires, puis stérilisé pendant vingt minutes à 110°.

Les tubes ainsi préparés étaient enfoncés à l'intérieur des éponges. Après un séjour uniforme de vingt-quatre heures ils étaient retirés et examinés au microscope. La chimiotaxie positive devait se manifester par une migration des phagocytes à l'intérieur des tubes. Les expériences ont porté sur *Sub. domuncula*, *Tethya lyncurium*, *Reniera simulans*, *Spongelia pallescens elastica massa*, *Chalinine*. Il a été nécessaire de les reproduire un certain nombre de fois, car souvent l'extrémité du tube de verre se trouvait être dans la lumière d'un canal et dans ce cas la liquéfaction de la gélatine se produisait sans qu'il y eût en même temps pénétration des amibocytes.

Ces expériences ont très mal réussi et le plus souvent les cellules amiboïdes ont plutôt paru fuir la nourriture qui était fournie à l'éponge. Il faut faire exception pour les tubes de gélatine renfermant du charbon ; pour ceux-ci il y a eu avec la plus grande netteté, et dans la plupart des cas, pénétration des amibocytes en plus ou moins grand nombre : ils venaient se bourrer de corpuscules de charbon. Cette dernière substance n'exerçant sur eux aucune chimiotaxie, c'est à la gélatine qu'il faut attribuer l'origine de cette migration. En poursuivant pendant assez longtemps l'observation sur des tubes de verre ainsi préparés et examinés dans une goutte d'eau de mer, j'ai pu voir se faire avec la plus grande netteté cette absorption des particules charbonneuses. Une des cellules exami-

nées *(S. domuncula)* renfermait un grain de charbon contenu dans une véritable vésicule, et le corps étranger possédait une sorte de mouvement vibratoire, oscillatoire des plus nets ; il tournait parfois sur lui-même avec rapidité (1).

Cette même cellule expulsa brusquement une sphérule incolore qui paraissait s'être formée presque instantanément et avait rapidement traversé la cellule. Par le même point de la surface sortirent ensuite, presque aussitôt après, trois sphérules ovoïdes ou piriformes, se suivant comme les grains d'un chapelet et dont la genèse était identique à celle du premier. Quant au grain de charbon je ne pus pas assister à son expulsion, bien qu'à certains moments il fît saillie sur le bord de la cellule. L'émission des sphérules dont je viens de parler s'accompagna d'une reprise d'activité de la part de la cellule qui avait paru être engourdie jusqu'à ce moment.

Une autre cellule était tellement bourrée qu'elle ne formait plus qu'une masse noire, prise d'abord pour un amas de charbon ; elle possédait néanmoins de lents mouvements amiboïdes. Elle rejeta à plusieurs reprises des groupes de grains noirs ou des grains isolés, mais cinq à dix secondes plus tard elle reprit certains de ceux qui avaient été rejetés et les fit à nouveau circuler dans sa masse. Un des grains expulsés fut repris au point de jonction de deux pseudopodes qui venaient de se former, et s'y jeta comme s'il avait été aspiré. On assistait, semble-t-il, à une véritable incohérence de mouvements de la part de l'amibocyte, qu'ils fussent attribuables à des faits de chimiotaxie ou de thigmotaxie. On ne comprend pas très bien pourquoi un corps rejeté comme inutile, possédant par conséquent à la fois une chimiotaxie et une thigmotaxie négatives, peut être repris quelques secondes plus tard, ayant acquis la propriété d'exercer des tactismes de valeur inverse. Peut être arriverait-on à expliquer ces faits en admettant que, plongés dans une solution de gélatine, les grains de charbon expulsés en concentraient immédiatement une certaine quantité dans leurs pores, si bien que leur masse, plus chargée en gélatine que le liquide envi-

(1) Ces mouvements indiquent que le corps étranger était renfermé dans une vacuole pleine d'un liquide très fluide. KELLER a observé des mouvements analogues chez *Chalinula fertilis*, TOPSENT [87] chez *Cliona celata*. Ils sont à rapprocher de ceux que GIARD avait vu présenter par les pigments des Ascidies, GIROD et CARNOT par les corpuscules de mélanine, PIZON par les pigments des Botryllidés, et qu'HÉRUBEL vient aussi de signaler chez les Géphiriens.

ronnant, devenait ainsi capable d'exercer une attraction suffisante sur le protoplasma de la cellule amiboïde.

Pour les éponges qui avaient reçu de la gélatine colorée au carmin la phagocytose a été généralement assez faible ; comme dans le cas précédent il y avait des grains de carmin à l'intérieur des phagocytes qui se trouvaient dans les tubes. Pour *R. simulans* j'ai pu observer qu'en dehors du tube de Pfeffer on trouvait aussi des amibocytes colorés au carmin.

Les essais avec de la gélatine renfermant des colorants solubles ont fourni des résultats à peu près nuls au point de vue de la migration des cellules amiboïdes, et il ne m'a pas été possible de saisir la moindre transformation des matières colorantes employées. Dans un essai fait sur *Tethya lyncurium* avec de la gélatine au tournesol, le tube renfermait quelques amibocytes à enclaves bleues.

Les colorants dont je me suis servi paraissent doués de propriétés chimiotactiques plutôt négatives à l'égard des amibocytes ; le carmin est à rapprocher d'eux à ce point de vue, car il a eu pour effet évident de gêner dans une certaine mesure la pénétration des phagocytes dans les tubes capillaires. Cette dernière influence paraît due, à mon avis, à la fonction acide du carmin qui a modifié certainement la réaction du mélange gélatiné. J'ai déjà insisté sur cette propriété du carmin.

DIASTASES.

Leur étude repose sur une méthode brutale, il faut le reconnaître, puisqu'elle oblige à broyer une éponge, puis à en extraire un suc qui ne représente aucun organe défini, ou pour parler plus exactement aucun groupe cellulaire spécialisé faisant fonction d'organe. Des diastases que l'on observera dans le liquide, lesquelles représenteront les sécrétions mésogléiques, lesquelles celles des choanocytes ?

Malgré les critiques qu'on peut lui faire, cette méthode de travail s'impose d'une façon absolue. Elle a été suivie déjà par Frédéricq [78], qui a cru trouver une trypsine chez des éponges indéterminées ; l'auteur ayant opéré sur des animaux conservés depuis deux ans dans l'alcool et ne s'étant pas précautionné contre l'invasion des micro-organismes, ce sont évidemment ceux-ci qui ont sécrété la trypsine observée.

En 1878 également Krukenberg signale chez les éponges la présence de ferments digestifs dont il ne précise pas la nature. Il revient ensuite plusieurs fois sur cette question, et il apprend [80 *a*] que l'on peut extraire une pepsine de *Geodia gigas*, *Sub. domuncula*, *S. flavus*, *Hircinia variabilis*, *Chondrosia reniformis*, *Aplysina aerophoba*, *Ancorina verrucosa*, *Stenetta Wagneri*, *Tethya lyncurium* (celle-ci très pauvre), une trypsine de *Sub. lobatus*, *S. massa*, *Sycon raphanus*, *Reniera porosa*, *Tedania digitata*, une diastase (amylase) des espèces précédentes à l'exception de *Sub. domuncula*, *S. lobatus* et *massa* qui ne figurent pas sur sa liste et d'*Aplysina aerophoba* dont le suc serait trop foncé pour permettre une pareille recherche.

Griffiths en 1892 reprend cette étude et trouve que les éponges digèrent à l'aide d'une trypsine composée à la fois d'un ferment hydrolysant les albuminoïdes, d'une lipase et d'une amylase. Il ne spécifie pas sur quelles espèces il a opéré et n'indique pas la technique qu'il a suivie ; il y a tout lieu de croire cependant qu'il n'a pas dû se préoccuper beaucoup des actions bactériennes, car dans les pages suivantes de son travail il cite avec détails les expériences et le mode opératoire de Frédéricq, critiqués plus haut, sans faire la moindre objection.

J'ai opéré principalement sur deux espèces de *Monaxonides*, *Sub. domuncula* et *Reniera simulans*. La méthode employée a un peu varié dans les deux cas. Avec *Suberites* je me suis servi des sucs obtenus par expression de l'animal, purifiés par décantation et conservés en présence de chloroforme ; j'ai employé parfois des extraits glycérinés. Au moment où je mettais la dernière main à ce travail j'ai pu arriver à préparer des extraits diastasiques de cette espèce, très impurs mais cependant d'un emploi commode. La principale difficulté qui m'avait arrêté dans cette voie consistait dans le noircissement du suc de l'éponge. Quand on essaie de précipiter par l'alcool le suc de Suberites préparé depuis quelques jours, le coagulum qui se forme est brun et devient rapidement d'un noir de jais par la dessication : il entraîne dans ses mailles de la tyrosine déjà oxydée et de la tyrosine qui s'oxyde pendant la dessication. Ce repos de quelques jours me paraissait nécessaire pour purifier par décantation les sucs d'éponge. Il vaut mieux opérer ainsi : décanter le suc de Suberites bientôt après sa préparation, ajouter à la sorte de boue ainsi obtenue une fois son volume

d'alcool, filtrer, ajouter deux nouveaux volumes d'alcool, filtrer à nouveau. Le dépôt qui reste sur le dernier filtre est mis dans de la glycérine ou de l'eau chloroformée ; une partie seulement se dissout. On filtre après quelques heures de macération.

Pour *R. simulans* les individus étaient faiblement exprimés à la main, débités aux ciseaux, puis conservés pendant 24 heures en présence de chloroforme, afin de faciliter cette dialyse chloroformique sur laquelle Dastre a insisté. Les fragments étaient alors soumis à la presse, et le suc conservé en présence d'un excès de chloroforme. M'étant aperçu que le suc de cette espèce possède un pouvoir fermentaire très marqué, j'ai essayé d'en extraire les diastases. A cet effet, je l'ai additionné d'alcool à 90° en quantité suffisante pour amener le titre du mélange à être voisin de 45°. Après filtration une nouvelle quantité d'alcool est ajoutée et le titre porté à 70° environ. Le dépôt qui se forme dans cette dernière opération, et qui est assez faible, est recueilli sur un papier filtre, puis rapidement séché entre des doubles de papier buvard et enfin à l'air libre. On obtient ainsi un dépôt violet (la liqueur alcoolique filtrée était d'un beau jaune), qui reste collé au filtre et qui est trop peu volumineux pour qu'il soit possible de songer à le recueillir. Aussi pour l'usage me suis-je contenté de mettre des bandelettes de ce papier, chargé de diastases, à macérer pendant quelques heures dans une solution de fluorure de sodium à 2 %, ou dans de l'eau chloroformée ou éthérée. La solution des principes actifs était très rapidement obtenue, toutefois il restait en suspension dans le liquide des flocons hyalins dont on se débarrassait par la filtration. Les liqueurs ainsi préparées étaient d'un beau violet ; elles devaient cette coloration à une substance précipitable par l'alcool fort, ainsi que je l'ai déjà dit, précipitable par le sulfate d'ammoniaque et le sulfate de zinc à saturation (avec décoloration en présence de ce dernier corps), non précipitable par le chlorure de sodium à saturation, non coagulable par la chaleur.

Il m'a semblé que les solutions fluorées avaient une conservation beaucoup plus longue que les autres. On sait déjà que le chloroforme n'est pas un bon agent de conservation pour les diastases.

Pour un certain nombre d'éponges, principalement lorsque le matériel n'était pas en abondance, j'ai employé l'extrait glycériné ; il ne m'a pas été possible de noter de différences marquées entre les résultats obtenus par ce procédé et ceux que fournissent les sucs

chloroformiques obtenus par expression directe. Toutefois l'emploi de la glycérine a un inconvénient dû à ce qu'elle dissout partiellement un certain nombre de lipochromes, ce qui rend délicate l'appréciation de quelques réactions chimiques.

Dans le cours de l'exposé qui va suivre, les actions diastasiques vont être citées dans l'ordre arbitraire que voici. D'abord une modification d'ordre physique, en apparence au moins, la coagulation de la caséine ; puis les actions chimiques, l'hydrolyse d'un certain nombre de substances alimentaires : hydrolyse des albuminoïdes, des graisses, des hydrates de carbone, les essais sur des substances diverses. A l'étude de l'attaque des albuminoïdes je joindrai celle de la bactériolyse. Ensuite seront examinées les oxydases ; ce sera une véritable digression, le sujet de ce chapitre étant la digestion des aliments, mais il m'a paru nécessaire de ne pas séparer la question des oxydases de celle des autres diastases. On verra d'ailleurs que les deux questions offrent de nombreux points de contact et ne peuvent pas être traitées séparément (1).

PRÉSURE.

La coagulation de la caséine est produite par le suc et les solutions de diastases de *R. simulans*, le suc de *Sub. domuncula*, la macération glycérinée de *Tethya lyncurium* ; le suc de *Cliona viridis* se montre extrêmement peu actif, le suc de *Spongelia fragilis ramosa*, celui de *Cydonium gigas*, le suc et l'extrait glycériné de *Chondrosia reniformis* se sont montrés inactifs.

La présure que sécrètent les spongiaires précédemment cités est oxyphile. Avec *S. domuncula* j'ai observé que l'addition de 340 mgr. par litre de carbonate de soude à un mélange de 10 parties de lait pour 2 de suc d'éponge suffit à décupler le temps nécessaire à la coagulation du même mélange neutre. La coagulation finit cependant par se produire.

Avec *R. simulans* j'ai obtenu un résultat analogue ; la présure de ces deux espèces serait strictement oxyphile, de faibles proportions d'alcali suffiraient pour arrêter son action. J'ai fait avec du lait de vache toutes les expériences qui ont porté sur la coagulation du lait

(1) Pour la rédaction de ce qui a trait aux diastases je me suis largement servi du traité de DUCLAUX [99].

ou la digestion de la caséine. Ce liquide était préparé comme pour les recherches bactériologiques : chauffé, décanté, réparti par 10 cc. dans des tubes à essais et stérilisé à 120°. Au moment voulu les liqueurs diastasifères lui étaient ajoutées en même temps qu'un antiseptique : chloroforme, éther, thymol. Je ne me suis pas servi de fluorure de sodium comme antiseptique : on sait en effet que les substances chimiques qui précipitent les sels de chaux jouent un rôle antidiastasique très marqué à l'égard de la présure, et de plus les recherches de Lörcher nous ont appris que le fluorure de sodium semble avoir par lui-même un rôle particulièrement nocif. Mes expériences ont été faites à l'étuve à 34°.

Les travaux de Lörcher indiquent que les présures des ruminants possèdent une résistance assez marquée à l'action des alcalis. Le carbonate de soude, à la dose de 0 gr. 106 par litre de lait, rendrait le temps de coagulation 1,21 fois plus long ; il serait 1,43 fois plus long avec 0 gr. 212 de carbonate et 1,86 avec 0 gr. 464. 1 gr. 06 de carbonate arrêterait toute coagulation. La présure des deux espèces de Spongiaires que j'ai étudiées à ce point de vue se montre bien plus basophobe. Je viens de dire que 0 gr. 34 de carbonate décuplent le temps nécessaire à la coagulation par le suc de *S. domuncula*. Avec *R. simulans* je n'ai jamais eu de coagulation quand la proportion d'alcali a atteint 0 gr. 80 ; il est vrai qu'un nouveau phénomène venait se superposer à celui de la coagulation, ou mieux venait le combattre, c'est une digestion particulièrement active de la caséine.

Au contraire les acides se montrent particulièrement adjuvants, comme pour les autres présures. Arthus a étudié cette action adjuvante pour l'acide chlorhydrique ; il s'est élevé jusqu'à des proportions de 0 gr. 33 environ d'acide par litre, et si l'on compare entre eux les résultats qu'il fournit, on voit que l'action de l'acide se montre régulièrement adjuvante à mesure que l'acidité va croissant ; l'action propre de l'acide comme agent de coagulation se superpose à l'action du ferment avec la plus grande régularité.

Je ne suis pas arrivé à des courbes aussi nettes en ce qui concerne l'action des acides pour mes présures d'éponges. L'acide sulfurique s'est bien montré toujours adjuvant, d'autant plus que la dose en était plus forte, mais il n'y avait à proprement parler aucune proportionnalité à établir entre la quantité d'acide et la rapidité de la coagulation. Comme la richesse en caséase de mes préparations

diastasiques avait pour résultat de rendre mous les coagulums des tubes peu acides, il était impossible d'arriver à des évaluations de la rapidité de leur coagulation.

Au sujet de l'intensité de cette action je puis dire qu'une solution dans l'eau chloroformée de diastases de *R. simulans* (un fragment de papier chargé de diastases et immergé dans 50cc. de cette eau avait perdu 0gr. 19 environ de substances solubles ou insolubles) a été ajouté à la dose de dix gouttes à 10cc. de lait en présence de dix-huit gouttes d'acide sulfurique $\frac{N}{10}$. Après 4 h. 3/4 de séjour à l'étuve à 34°, la coagulation était poussée assez loin pour que le tube (tube à essais ordinaire) pût être maintenu renversé. Dans les essais moins chargés en acide, au même moment, le coagulum était mou ; il n'a fait que disparaître ultérieurement sous l'action de la caséase, sans prendre une consistance plus ferme.

En mettant dans une cave, à une température maxima de 14 à 15°, un tube de lait additionné d'une quantité de diastases de *Reniera* suffisante pour amener la coagulation en un temps maximum d'un quart d'heure, je n'ai vu apparaître qu'après 7 jours pleins un coagulum, extrêmement mou, de caséine déjà partiellement attaquée.

Comme les autres diastases de coagulation, la présure des éponges est très nettement calciphile. A la dose de 400mgr. par litre, le chlorure de calcium a presque diminué de moitié le temps nécessaire à la coagulation du lait par le suc de *S. domuncula*. Pour *R. simulans* j'ai constaté également une action adjuvante des sels de calcium.

Les solutions de *pectine* ne sont pas coagulées, même en présence de petites quantités de sulfate de calcium, par les diastases de *R. simulans*.

DIGESTION DE LA GÉLATINE.

La gélatinolyse est produite par le suc et l'extrait glycériné de *S. domuncula*, par le suc et les solutions de diastases de *R. simulans*, l'extrait glycériné de *Tethya lyncurium*, de *Cliona viridis*, de *Chondrosia reniformis*, le suc de *Spongelia elastica massa*,

de *Spongelia fragilis ramosa*, de *Chalinine;* elle n'a pas eu lieu au contraire avec le suc de *Cydonium gigas*. On peut noter dès à présent que, toujours, la digestion de la gélatine a eu son maximum en milieu alcalin.

Le mode opératoire a été variable. Dans mes premières recherches je me suis contenté d'ajouter à des tubes à essais renfermant une solution de gélatine coagulée un volume déterminé de liquide actif, additionné de quantités connues d'acide sulfurique décinormal ou de carbonate de soude décinormal. Pour empêcher l'intervention des microorganismes l'essai était recouvert d'une couche d'éther. En agitant fréquemment les tubes en expérience et en mesurant la hauteur de gélatine dissoute, il était possible de se rendre compte approximativement de l'intensité de la digestion.

Comme *R. simulans* est particulièrement riche en enzymes, il m'a été possible de faire des expériences beaucoup plus précises, en opérant sur des solutions de diastases. J'ai eu alors recours au procédé qu'ont décrit Arthus et Gavelle [02].

Une solution de gélatine à 20 % dans l'eau de mer additionnée de fluorure de sodium à 1,5% après neutralisation à la soude, puis filtrée, a été répartie par 5cc dans des tubes à essais, ensuite stérilisée par chauffage d'un quart d'heure à 115°. Au moment du besoin les mélanges gélatinés étaient liquéfiés au bain-marie, puis additionnés d'une certaine quantité de solution de diastases, enfin d'un nombre de gouttes variable de solution acide ou alcaline. Le mélange plongé dans l'eau froide se coagulait immédiatement : l'expérience commençait, les tubes étaient portés à l'étuve à 34°. Il suffisait de voir le moment où les solutions de gélatine ne se prenaient plus en masse quand on les immergeait dans l'eau froide. Pour comparer les expériences entre elles, il était bon de noter la température de l'eau qui servait à cet usage, ainsi que le temps nécessaire pour arriver à la coagulation. Toutes les fois que ce temps a demandé plus d'une heure il a été regardé comme indéfini. Il vaudrait mieux même prendre comme base une durée beaucoup plus courte ; une demi heure serait largement suffisante. Il est d'autant plus difficile, en effet, d'apprécier le temps de coagulation que ce temps est plus considérable, c'est-à-dire que l'attaque de la gélatine a été plus profonde. Il y a un état de demi-consistance qui dure pendant longtemps et qui ne peut fournir aucun point de repère.

Chaque observateur doit adopter un critérium qui lui permette de comparer ses expériences successives. Pour moi, j'estimais que la coagulation était obtenue lorsque, en mettant le tube horizontal, la gélatine ne coulait pas de plus d'un centimètre en une minute.

La gélatinolyse, ai-je dit, se fait en milieu alcalin pour tous les sucs d'éponges qui la produisent. Je n'ai fait de déterminations précises qu'avec *S. domuncula* et *R. simulans*.

Avec *S. domuncula* j'avais employé du suc ou de l'extrait glycériné versé sur de la gélatine solidifiée. L'action est alors irrégulière : plus intense au début, elle se ralentit rapidement à mesure que par peptonisation de la gélatine se produit une augmentation du volume de la partie liquide, que se produit par conséquent une dilution à la fois de la diastase et de l'alcali. Avec des doses d'alcali qui se sont élevées seulement à 2 gr. 612 par litre au début de l'expérience, le maximum de liquéfaction a correspondu régulièrement au maximum d'alcalinité. Une dose d'acide sulfurique égale à 500mgr par litre diminuait dans de très fortes proportions l'attaque de la gélatine, sans l'annuler entièrement.

Avec *R. simulans* j'ai opéré avec des solutions de diastases extrêmement diluées. La solution dont je me suis servi avait été préparée en plongeant dans une solution fluorée à 2 % des bandelettes de papier buvard imprégné de diastases, le tout filtré ensuite. Ces bandelettes n'avaient pas abandonné à l'eau, à l'état de dissolution ou sous forme de produits arrêtés par le filtre, plus de 473mgr de substances par litre. La quantité employée a été de cinq à six gouttes de solution pour 5cc de gélatine.

Les doses d'acide et d'alcali ajoutées ont varié dans d'assez grandes proportions, de 0gr.875 par litre pour l'acide sulfurique à 34gr.7 par litre de carbonate de soude desséché. L'acide s'est montré régulièrement retardant, l'alcali au contraire adjuvant.

Expérience. Le 29 septembre 5cc de gélatine fluorée sont additionnés de cinq gouttes de solution fluorée de diastases et reçoivent en outre :

A....	0 gr. 875	d'acide	‰
B....	0, 436	»	»
C....	0, 893	d'alcali	‰
D....	4, 024	»	»
E....	8, 733	»	»
F....	13, 428	»	»

Etuve à 34°.

Après 24 heures, les tubes sont mis dans de l'eau courante à 16° ; A, B sont pris après 4 m. 1/2, F après 5 m. 1/2, C après 6 minutes, E après 15 minutes, D ne l'était pas après 1/2 heure.

Le 1er octobre, eau à 15°5 : A, B pris après 6 minutes, après 11 minutes F, C quelques secondes plus tard.

Le 2 octobre, eau à 15°25. A pris après 6 m. 30, B après 7 minutes. Après une demi heure F et C sont seulement devenus plus consistants.

Le 3 octobre eau à 16°25. A et B ne sont pas encore coagulés après une demi heure, mais la coagulation est proche.

Autre expérience. — Le 30 septembre 5cc de gélatine fluorée sont additionnés de cinq gouttes de solution fluorée de diastase, et de plus de :

A....	2 gr.459	de carbonate de soude par litre.		
B....	4, 024	»	»	»
C....	5, 588	»	»	»
D....	7, 153	»	»	»

Etuve à 34°.

Le 1er octobre au matin, eau à 15°5. A, D pris après 7 minutes, C après 25 minutes, B demande 39 minutes.

Le soir, 31 heures après le début de l'expérience, eau à 15°75. A se prend après 13 minutes, D après 14 ; C n'est pas pris après une demi-heure.

Le 2 octobre, après 48 heures, eau à 15°25. Ni A ni D ne sont pris après une demi-heure, mais A est plus pâteux que D.

En même temps que les essais précédents est mis à l'étuve à 34° un tube de gélatine fluorée additionnée de dix gouttes de solution fluorée de diastases bouillie. Après huit jours le temps de coagulation, dans de l'eau à 15°, est encore de 1 à 2 minutes. Dastre et Floresco [95] ont déjà montré que le fluorure de sodium attaque peu la gélatine.

Il résulte de l'ensemble de mes expériences que la dose optima de carbonate de soude ne doit pas être éloignée de 4 grammes par litre pour la diastase de *R. simulans*.

Il est intéressant de noter la résistance remarquable de cette diastase à l'action des acides ; si elle est nettement basophile, elle n'est pas extrêmement oxyphobe. Une dose de 875 mgr d'acide sulfurique par litre n'a guère, au total, que quadruplé le temps qui est nécessaire pour la peptonisation de la gélatine en présence de la dose optima d'alcali. C'est réellement peu. Avec le suc de *S. domuncula* j'étais arrivé à des résultats un peu différents, à ce point de vue. En présence de 500 mgr par litre d'acide sulfurique l'attaque de la gélatine était environ trente fois plus faible qu'avec le suc neutre, je ne parle pas du suc alcalin. La diastase de *Suberites* serait donc

plus strictement basophile que celle de *R. simulans*, si l'on pouvait comparer des expériences faites dans des conditions différentes.

La transformation subie par la gélatine paraît être dans son début une simple transformation physique : il y aurait simplement décoagulation, ainsi que paraît le montrer le fait suivant. Un mélange gélatiné solide, recouvert de suc de *Suberites* et d'éther, est mis à l'étuve à 20°. Après un certain nombre d'heures le mélange est sorti de l'étuve et plongé dans l'eau froide : tout se prend en masse, y compris la couche du liquide digestif. Dans un tube témoin possédant le même suc, mais bouilli, ce phénomène ne se produit pas. Il semble rationnel d'admettre qu'une certaine quantité de gélatine a été décoagulée, solubilisée par la diastase de *Suberites*, mais qu'elle a conservé néanmoins la faculté de se prendre en gelée si la température ambiante vient à s'abaisser suffisamment. La molécule de la gélatine n'a pas été encore atteinte, car la gélification semble être une des propriétés qu'elle commence à perdre en premier lieu.

Si l'on renouvelle cette expérience après que le contact du liquide actif et de la gélatine a été plus prolongé, tout pouvoir de coagulation a été enlevé à la gélatine. Elle a été transformée en produits nouveaux résultant de son hydrolyse, en gélatoses, en peptones. Lorsque la digestion continue un temps suffisant on voit que le liquide, incoagulable par le froid, perd sa limpidité première, puis il se fait au fond du tube un léger dépôt floconneux de dyspeptones.

Ne peut-on pas dépasser le terme même des peptones ? Ainsi qu'on le verra, les diastases de *R. simulans* sont capables de produire de la leucine et de la tyrosine aux dépens d'un certain nombre de substances albuminoïdes. Avec la gélatine on ne peut pas espérer avoir de la tyrosine, mais on pourrait obtenir du glycocolle ou tout au moins un corps de cette série. Il n'est pas aisé de s'en assurer.

Neumeister et Malfitano mettent en garde contre l'emploi de l'acide phosphotungstique pour éliminer les peptones de gélatine, car ces derniers corps ne sont pas entièrement précipités par le réactif.

On ne peut pas songer non plus à utiliser directement sur les produits de digestion les réactions classiques du glycocolle, qui sont gênées par les corps en présence.

La coloration rouge avec le perchlorure de fer caractérise d'une manière générale les corps de la série acétique. Après d'autres

observateurs j'avais employé cette réaction [01 *b*], et j'avais conclu des résultats positifs qu'elle avait donnés à la formation de glycocolle dans le mélange de suc de *Suberites* et de gélatine. Je me suis ultérieurement assuré que cette même réaction est fournie aussi par la gélatine employée, qui dans la circonstance se comporte comme un corps de la série acétique. Les lavages prolongés à l'eau froide ne lui ont pas fait perdre cette propriété.

Comme le glycocolle, la gélatine lavée donne une coloration bleue en présence de phénol et d'hypochlorite de soude.

Je me suis arrêté à la technique suivante. 50cc environ de liquide provenant d'une digestion de la gélatine prolongée pendant des mois *(R. simulans)* ont été saturés à chaud avec du sulfate d'ammoniaque, filtrés, évaporés à siccité. Le résidu a été lavé avec quelques centimètres cubes d'alcool à 50°, et cette liqueur additionnée de quelques centimètres cubes d'eau, puis de baryte caustique pour décomposer le sulfate d'ammoniaque. Un courant d'acide carbonique a neutralisé l'excès de baryte et le mélange a été évaporé au bain-marie.

Le résidu repris à l'alcool à 50°, filtré et évaporé à nouveau, a laissé un dépôt déliquescent de peptones, renfermant des prismes clinorhombiques. Ceux-ci ont été isolés avec soin ; ils étaient solubles dans l'eau avec la plus grande facilité, et cette solution a servi à faire les deux réactions suivantes :

1° Coloration rouge en présence de perchlorure de fer, en liqueur neutre ;

2° Formation d'aiguilles bleues par l'addition de sulfate de cuivre, de potasse et enfin d'alcool absolu.

Je me crois donc en droit de conclure qu'il se forme un corps appartenant au groupe du glycocolle dans la gélatinolyse produite par les diastases de *R. simulans*.

Au point de vue de la rapidité de l'attaque de la gélatine on trouve de notables différences suivant la température à laquelle se fait la réaction. Il existe une température optima d'action pour les expériences in vitro.

Expérience. — Le 30 septembre des mélanges contenant 5cc. du mélange fluoré et gélatiné habituel, cinq gouttes de la solution de diastases de

R. simulans et du carbonate de soude à la dose de 4 gr. 024 ‰, sont ainsi placés :

A est mis à l'étuve à 45°,5
B » » 34°
C » » 18°
D est mis dans une armoire (de 14°,5 à 16°, un jour à 17°, un jour à 18° ; température moyenne 15°,5).

Après 22 h. 1/2, le 1er octobre, dans l'eau à 15°,5 B est coagulé après 39 minutes, A après 54 minutes.

Le 9 octobre C est partiellement liquéfié ; en mettant le tube horizontal la masse progresse de 1cm. en une demi-minute. Les restes écumeux, qui étaient collés contre la paroi interne de D et résultaient de l'agitation du tube pour assurer le mélange au début de l'expérience, s'affaissent et descendent lentement le long du tube.

Le 18 octobre D est pâteux ; dans le tube horizontal la masse s'avance de 0 cm. 9 en 4 minutes. C et D sont toujours parfaitement limpides.

On voit qu'il faut plus de 18 jours, à une moyenne de 15°,5, pour produire le même effet que pendant 22 heures à 45°,5. Je n'ai pas eu les moyens de faire un essai comparatif en maintenant à la glacière les mélanges en expérience ; c'est évidemment par mois qu'il aurait alors fallu compter.

Il ne viendra à l'esprit de personne de conclure de ces faits que les éponges ne peuvent pas digérer des corps analogues à la gélatine lorsque la température de la mer vient à s'abaisser. On voit avec quelle lenteur s'opère déjà l'hydrolyse de la gélatine à la température de 15°, rarement atteinte par l'eau de mer, même à sa surface. Nous ne pouvons pas songer à comparer le chimisme des cellules vivantes aux grossières expériences de nos laboratoires. La chaleur, qui joue un rôle adjuvant si manifeste dans nos essais in vitro, peut être fournie, au sein du protoplasma vivant, par des réactions exothermiques concomitantes et doit même pouvoir être remplacée par d'autres agents (électriques, etc.) que nous ne sommes pas encore en état de soupçonner et auxquels serait empruntée l'énergie nécessaire aux transformations chimiques.

Je n'ai pas disposé d'un outillage suffisant pour essayer de préciser, dans des conditions avantageuses et pratiques, l'optimum de température pour la gélatinolyse avec la diastase de *R. simulans*. D'après la forme de la courbe que donneraient l'expérience citée ci-dessus et d'autres analogues, il semble que la température optima doive être assez voisine de 45°. Pous les raisons que je viens d'exposer quelques lignes plus haut, il me semble d'ailleurs que cette question n'est pas d'une très grande importance.

DIGESTION DE LA FIBRINE.

Je me suis servi pour ces expériences de fibrine de veau, lavée à l'eau très longuement, puis à l'alcool et enfin à l'éther. Elle était conservée dans de la glycérine. Pour éviter toute intervention possible de diastases originellement entraînées par la fibrine, je me suis servi pour un grand nombre d'expériences d'un lot de fibrine qui avait été maintenu pendant deux heures à la température de 58°, ainsi que l'indique Mesnil [01]. C'est de cette dernière qu'il sera question toutes les fois qu'il sera parlé de fibrine chauffée.

J'ai d'ailleurs essayé au point de vue de ses réactions la glycérine dans laquelle était plongée depuis deux ans la fibrine non chauffée : cette glycérine n'a rien donné à l'eau de brome, avec la tyrosinase elle a très légèrement bruni, par le sulfate de cuivre et la potasse elle s'est colorée en bleu. Comme la fibrine était chaque fois longuement lavée à l'eau distillée avant l'emploi, on voit qu'elle pouvait être regardée comme n'entraînant avec elle aucune diastase ni aucun produit résultant de son hydrolyse.

Les solutions de diastases de *R. simulans* digèrent bien la fibrine. Celle-ci, au début ou quand on opère avec des solutions de diastase vieillies, est simplement dissoute, décoagulée. L'attaque est encore faible, les liqueurs filtrées précipitent abondamment par les acides, la réaction du biuret donne simplement une couleur bleu violacé : nous sommes au stade des albumoses. Mais si l'action continue la solution ne précipite plus par l'addition de doses modérées d'acide azotique, elle se colore en beau rose par le biuret : elle renferme des peptones. Nous pouvons même dépasser le terme des peptones et arriver aux acides amidés.

J'ai employé, pour m'assurer de ce fait, le précieux réactif physiologique que nous devons à Bourquelot et Bertrand et dont Harlay [00] a fait l'application à l'étude des fermentations. La tyrosinase a la propriété de noircir les solutions de tyrosine : elle permettra donc de caractériser avec certitude la présence de la tyrosine (ou de corps analogues) dans les produits de digestion. Cette réaction se montre positive (1) avec les liqueurs provenant de

(1) La solution de tyrosinase que j'ai employée est une macération glycérinée de Russules, que je dois à l'obligeance de M. le Professeur Bourquelot. Je l'en remercie vivement.

la fibrinolyse produite par *R. simulans*. D'ailleurs la simple évaporation au bain-marie d'une de ces liqueurs, suivie d'un examen au microscope, m'a montré de belles houppes de tyrosine accompagnées de cristaux de leucine.

Dans les digestions obtenues avec des ferments du groupe de la trypsine et qui ont fait l'objet de recherches dans ces dernières années (Harlay, Mesnil, Mouton) on a remarqué que la réaction positive à la tyrosinase était accompagnée par une réaction spéciale en présence d'eau de brome : c'est la réaction du *tryptophane* ou du *protéinochrome*. Harlay l'a étudiée avec soin. Il est parfaitement reconnu que le corps qui précipite par l'eau de brome n'est pas la tyrosine, mais que c'est une substance à molécule plus complexe et se produisant en même temps que la tyrosine sous l'influence des diastases tryptiques. D'après Kurajeff le protéinochromogène dériverait des albumoses primaires et de l'albumose secondaire A, avant l'apparition de la deutéroalbumose B. Pick admet que parmi les albumoses primaires la protalbumose seule peut donner naissance à ce corps, aussi bien qu'à la tyrosine, tandis que l'hétéroalbumose ne fournit ni protéinochromogène, ni tyrosine.

Dans les digestions obtenues avec l'aide des diastases de *Reniera* la réaction est positive avec la tyrosinase, constamment négative avec l'eau de brome. L'addition de ce réactif en quantité suffisante produit un précipité blanchâtre, qui devient ensuite jaunâtre et rougeâtre lorsque le brome est en excès et colore le mélange par sa seule présence (1).

La constatation de ce résultat a une certaine importance pour l'étude du corps que le brome précipite dans les digestions tryptiques. En tous cas elle donne la certitude que le protéinochromogène ne se sépare pas d'une façon fatale de la molécule des albuminoïdes ou des albumoses en même temps que la tyrosine. J'ajouterai que la réaction à l'eau de brome est absolument négative aussi avec les produits résultant de l'action de la gélatine. Ce dernier résultat n'a rien qui puisse nous surprendre puisqu'il est parfaitement admis que le protéinochromogène n'apparaît jamais qu'en compagnie de la tyrosine. Je viens d'indiquer qu'il

(1) Des expériences de contrôle, faites simultanément avec de la pancréatine du commerce, m'ont donné nettement la réaction à l'eau de brome avec les digestions pancréatiques.

n'apparaît pas d'une façon constante en même temps que celle-ci.

Tout comme la liquéfaction de la gélatine, l'attaque de la fibrine se produit surtout en milieu alcalin.

J'ai mis 0 gr. 30 de fibrine chauffée dans 5 cc. de solution à 2 % de fluorure de sodium, avec dix gouttes de solution fluorée de diastases de *R. simulans*, et des doses d'acide sulfurique s'élevant à 1 gr. 276 par litre ou du carbonate de soude jusqu'à la dose de 10 gr. 1 ‰. Etuve à 34°. L'action n'était pas conduite de façon identique dans tous les tubes ; dans les solutions acides la fibrine reste plutôt en flocons, dans les solutions alcalines elle est fragmentée à l'extrême, donnant par l'agitation un aspect laiteux aux mélanges. La réaction de la tyrosinase après neutralisation, avec appréciation de la couleur produite, m'a donné des résultats trop dissemblables pour que j'aie pu évaluer par ce moyen l'intensité de la digestion ; la réaction du biuret m'a paru supérieure pour ces recherches.

L'acide se montre empêchant, l'alcali au contraire graduellement adjuvant jusqu'à la dose de 3 gr. 4 à 3 gr. 5 par litre de carbonate, vers laquelle paraît se tenir la dose optima d'alcali. Dans certaines expériences la dose de 5 grammes s'est montrée à peu près aussi adjuvante que celle de 3 gr. 4 ; dans d'autres elle a été réellement moins active.

J'ai refait ces expériences en mettant de la fibrine chauffée avec des solutions de diastases de *Reniera* ; après un séjour de dix à vingt minutes la fibrine est lavée abondamment à l'eau distillée et répartie dans des tubes renfermant une solution de fluorure de sodium à 2 %, additionnée d'acide ou d'alcali. Dans ces recherches l'acide sulfurique s'est encore élevé à la dose de 1 gr. 276, le carbonate à 10 gr. 10 par litre. Il y a eu dissolution lente de la fibrine, avec formation de peptones et de tyrosine. J'ai trouvé que le maximum d'action correspondait encore à une proportion d'alcali comprise entre 3 gr. 4 et 5 grammes. Il est difficile de préciser davantage, car lorsqu'on opère dans des régions voisines du point optimum on ne trouve que peu de différences entre les divers essais, et les évaluations ne sont pas aisées.

En opérant directement sur du suc de *Reniera*, en présence de chloroforme, avec des doses d'acide s'élevant à 1 gr. 3 par litre environ et d'alcali jusqu'à 2 gr. par litre, le maximum d'attaque a correspondu au maximum d'alcalinité, le minimum au maximum d'acidité. Cependant la réaction du biuret était encore positive pour le tube le plus acide.

Pour m'assurer que la fibrine chauffée employée dans mes essais ne subissait pas la digestion saline qui a été assez longuement étudiée (LIMBOURG, DENYS et MARBAIX, DASTRE), j'ai mis cette fibrine à l'étuve à 34° avec une solution de fluorure de sodium à 2 %. Après six jours la fibrine est intacte en apparence, l'eau fournit très faiblement la réaction du biuret. Les résultats ont été identiques en opérant avec une solution bouillie de diastase dans l'eau fluorée; après vingt-quatre heures de séjour à l'étuve il ne s'est manifesté aucune attaque de la fibrine.

Si nous comparons l'ensemble de ces résultats à ceux qu'a fournis l'étude des ferments digestifs précédemment connus, on voit que la proportion optima d'alcali pour la diastase de *R. simulans* correspond exactement à l'optimum pour la trypsine des Mammifères. Pour celle-ci la proportion optima de carbonate de soude est de trois à quatre millièmes; au delà de dix millièmes l'action peptonisante diminue.

Par contre la trypsine des Mammifères n'agit plus sensiblement lorsque la dose d'acide libre s'élève à 500 mgr. par litre. Nous avons chez notre éponge une résistance beaucoup plus grande à l'action des acides; si la diastase de *R. simulans* est très nettement basophile, elle est moins strictement oxyphobe que la trypsine. La courbe qui représente son action a son maximum dans la région alcaline, une de ses branches descend lentement dans la région acide et s'y abaisse graduellement, n'atteignant le zéro qu'assez loin de l'axe des y.

Cette résistance aux acides est analogue à celle que l'on a prêtée au ferment que renferme le suc de figuier, et qui agirait aussi bien en milieu alcalin qu'en milieu acide; on ne peut songer cependant à assimiler les deux diastases, car le ferment du figuier ne fournit pas de tyrosine et paraît se rapprocher beaucoup de la papaïne (HARLAY). La recherche de ses préférences oxyphiles ou basophiles paraît à refaire.

L'actinodiastase, dont MESNIL a fait une étude approfondie, est très nettement basophile. L'auteur a constaté que tout phénomène de digestion est arrêté lorsqu'on ajoute à l'eau de mer dans laquelle le ferment est dissous une solution d'acide chlorhydrique ou d'acide phosphorique en quantité telle que le mélange devienne acide au méthyl-orange. Ce ferment est donc presque strictement basophile et ne peut tolérer que des traces d'acide libre; il est plus oxyphobe que la trypsine des Mammifères.

La diastase des Amibes, étudiée par Mouton [02], a des caractères analogues.

Le réactif de Bourquelot nous permet encore, nous l'avons vu, de ranger la diastase de *R. simulans* à côté des ferments tryptiques et de l'actinodiastase. La réaction du protéinochrome éloignerait au contraire cet enzyme des deux derniers ferments cités, qui fournissent cette réaction, de la papaïne qui la donne aussi, quoique moins bien, pour le rapprocher de la pepsine avec laquelle la réaction ne se produit plus. Comme le protéinochromogène est une substance encore mystérieuse, dont la nature nous est absolument inconnue, il est beaucoup plus logique d'accorder la préférence, pour le classement, aux renseignements que nous fournit la tyrosinase et à la basophilie du ferment.

Pour conclure, c'est donc à la trypsine que nous devons assimiler le ferment de *Reniera* en nous servant pour cette étude du réactif Russula. Il s'éloigne d'elle par l'absence de réaction à l'eau de brome. Il se rapproche encore d'elle par le titre d'alcali qui correspond à son maximum d'action ; il s'en éloigne par la dose d'acide empêchante qui est plus élevée pour lui.

Avec le suc de *Suberites domuncula* je suis arrivé à des résultats un peu différents. La fibrine est très peu attaquée par le suc de l'éponge ; elle l'est cependant d'autant plus que la liqueur est plus acide. Si l'on immerge dans de l'eau distillée des flocons de fibrine impressionnés par un séjour dans du suc de *Suberites*, puis lavés avec le plus grand soin, l'attaque ultérieure est faible ; elle augmente régulièrement si l'on ajoute de l'acide sulfurique ou du carbonate de soude à doses croissantes, l'attaque étant cependant plus énergique dans les mélanges alcalins que dans les acides. On peut pour ces expériences remplacer l'eau distillée par du suc d'éponge bouilli ; la digestion s'y fait aussi bien que dans l'eau, ce qui prouve que les substances empêchantes renfermées dans le suc sont détruites par l'ébullition. Ce n'est pas à dire qu'il existe dans le suc des antidiastases de nature fermentaire ; beaucoup d'autres substances que les ferments peuvent voir disparaître leur action à 100° (1).

(1) Bourquelot et Hérissey [03] viennent précisément de mettre en lumière un fait extrêmement démonstratif à ce sujet : la chaux joue le rôle d'antidiastase à l'égard de l'invertine, bouillie préalablement avec un corps gras elle perd cette propriété.

En précipitant par l'alcool du suc récent de *Suberites* j'ai pu préparer, très impures, les diastases de ce Spongiaire. En solution glycérinée elles ont montré, elles aussi, un pouvoir fermentaire très peu marqué.

La courbe représentant la marche de la digestion dans le suc de *Suberites* (entre les doses de $1^{gr}.960$ d'acide et de $2^{gr}.120$ de carbonate de soude par litre) serait représentée par une ligne s'élevant régulièrement avec les doses croissantes d'acide. Pour la digestion dans l'eau de la fibrine impressionnée, entre les doses de $0^{gr}.466$ pour l'acide et de $0^{gr}.6$ pour l'alcali, il faut figurer un V dont la pointe est située au niveau de la neutralité et dont la branche qui s'élève dans la région alcaline a une ascension plus rapide que celle qui monte dans la zone acide.

J'avais pris beaucoup de peine pour essayer de faire accorder entre eux ces résultats, et j'avais finalement conclu qu'il existe chez *S. domuncula* un ferment basophile, accompagné par une substance empêchante, basophile elle aussi. Quant à la digestion de la fibrine impressionnée, obtenue dans l'eau distillée acide, j'avais cru pouvoir l'attribuer à l'action que l'acide lui-même exerçait sur une fibrine dont l'intégrité moléculaire avait été déjà atteinte. Je ne sais pas s'il ne faut pas rectifier cette dernière proposition et je crois qu'il y a lieu d'admettre l'existence simultanée chez *Suberites* d'un ferment tryptique et d'une pepsine.

Par l'évaporation des produits de la digestion j'ai pu voir se former quelques houppes cristallines de tyrosine. En opérant avec le suc il est difficile d'obtenir cette dernière substance, car elle n'est produite qu'en très petite quantité. Elle paraît d'ailleurs être détruite en majeure partie, au fur et à mesure de son apparition, par une tyrosinase qui existe dans le suc et que j'étudierai avec les oxydases. En immergeant des flocons de fibrine dans du suc de *Suberites*, en les lavant à l'eau distillée et en les plongeant dans l'eau chloroformée alcaline, je viens d'obtenir des liquides qui fournissent la réaction de la tyrosine avec le réactif Bourquelot. Il y aurait donc dans le suc de *S. domuncula* un ferment à rapprocher des trypsines proprement dites, mais il s'éloignerait encore d'elles par l'absence de réaction à l'eau de brome.

Le suc de *Cydonium gigas* se rapproche beaucoup de celui de *S. domuncula* au point de vue de son action sur la fibrine. L'attaque est beaucoup moins énergique, le suc semble être dilué d'eau de

mer. En faisant digérer de la fibrine par du suc de *Cydonium* chloroformé, puis en ajoutant après une semaine de contact à l'étuve à 34° de la tyrosinase de Russules à une partie du liquide, cette dernière partie a notablement foncé sa teinte brune.

En mettant dans de l'eau chloroformée de la fibrine simplement impressionnée par un passage dans le suc de *Cydonium*, j'ai obtenu un liquide de digestion qui noircissait nettement par le réactif Russula et ne donnait pas avec l'eau de brome la réaction du protéinochrome.

L'extrait glycériné de *Tethya lyncurium* dissout peu la fibrine, la réaction semblerait indifférente à l'état alcalin ou acide du mélange. Le suc noircit par la tyrosinase qu'il renferme, comme ceux de *S. domuncula* et de *Cyd. gigas*, ce qui indique bien que le ferment digestif de l'animal se rapproche de ceux que nous venons d'étudier.

Le suc de *Cliona viridis*, l'extrait glycériné de la même espèce et de *Chondrosia reniformis* n'ont produit aucune attaque sur la fibrine ; celle-ci, mise ensuite dans de l'eau distillée, n'a subi aucune attaque ultérieure.

Les sucs de *Spongelia fragilis*, de *Sp. elastica massa* et de *Chalinine* digèrent assez bien la fibrine ; cette attaque est plus énergique pour les sucs alcalins (0 gr. 40 environ de carbonate de soude par litre) que pour les sucs acides (0 gr. 30 d'acide sulfurique). Le suc de *Spongelia elastica massa* acide n'a manifesté aucun pouvoir peptonisant. En lavant longuement à l'eau distillée de la fibrine impressionnée par le suc de ces mêmes espèces, puis en la plaçant dans de l'eau distillée recouverte d'éther, en présence d'acide ou d'alcali aux mêmes doses que ci-dessus, je n'ai eu aucune réaction par l'essai au biuret, sauf pour la fibrine qui avait été impressionnée par le suc de *Sp. fragilis* et qui avait été mise ensuite dans de l'eau distillée alcaline.

On voit que la nature des diastases des Spongiaires n'est pas constante dans l'ensemble de l'embranchement. Chez la plupart des espèces que j'ai étudiées il paraît exister un ferment voisin des trypsines sans être identique avec celles-ci. Je lui conserve le nom de *subéripsine*, sous lequel je l'avais provisoirement désigné. A ce ferment semble surajoutée une pepsine chez *S. domuncula* et *Cyd. gigas*, peut-être aussi chez *Tethya lyncurium*. Il est à remarquer que Krukenberg a constaté l'existence d'une pepsine chez ces trois

espèces ; nos conclusions s'accorderaient partiellement sur ce point.

Une chose m'a vivement étonné dans les résultats que fournit le chimiste d'Heidelberg, c'est que des espèces voisines puissent posséder des ferments aussi différents que le sont les trypsines et les pepsines. J'ai rappelé plus haut que KRUKENBERG a trouvé une pepsine chez *S. domuncula*, *S. flavus*, une trypsine chez *S. lobatus*, *S. massa*. Nous ne sommes guère habitués à voir de telles différences dans le chimisme d'espèces aussi voisines. Il y a peut être lieu de se demander si les individus observés par l'auteur allemand n'avaient pas, au moment où ils ont été examinés, prédominance tantôt de l'une, tantôt de l'autre de deux diastases coexistantes, et si ce fait, ajouté à la présence possible de substances empêchantes, d'antidiastases, n'a pas pu amener KRUKENBERG à poser les conclusions auxquelles je viens de faire allusion.

Il est vraisemblable que les deux ferments ne doivent pas exister ensemble dans les mêmes cellules, mais ils doivent se trouver séparés chez l'animal. D'après ce que nous savons déjà de la nutrition chez les Spongiaires, il est certain qu'une notable partie des diastases observées doit se trouver dans les phagocytes, dont le rôle dans la digestion est des plus importants chez les Incalcaria. Peut-être les choanocytes ont-ils aussi le pouvoir de sécréter une diastase, bien qu'ils paraissent être chez les Incalcaria chargés surtout des fonctions d'ingestion.

Mes essais au tournesol ne nous enseignent rien à ce sujet. J'ai indiqué que je n'avais pu observer, dans mes expériences, que de rares enclaves bleues dans les cellules migratrices de *S. domuncula* et de *Tethya lyncurium* ; j'ai observé chez *Syc. raphanus* à la fois des enclaves bleues et des enclaves roses réunies dans les mêmes cellules, alors que KRUKENBERG a extrait une trypsine de cette espèce. Si nous comparons ces résultats à ceux que fournit LOISEL, il restera dans l'esprit que le tournesol n'a encore guère donné de renseignements sur les phénomènes de digestion qui se passent chez les Spongiaires.

DIGESTION DE L'ALBUMINE ET DU GLUTEN.

Ce que j'ai dit au sujet de la fibrine me permettra d'être très bref en ce qui concerne l'attaque de l'albumine. Les deux actions sont identiques et sont dues bien certainement à la même diastase.

L'ovalbumine coagulée, traitée par les solutions de diastase de *R. simulans*, y disparaît lentement, très lentement, avec production de peptones et de tyrosine. La réaction avec la tyrosinase est positive, celle du protéinochrome est négative. L'alcalinité favorise l'action du ferment.

L'extrait glycériné et le suc de *Chondrosia reniformis* sont sans action sur l'albumine cuite.

Les sucs ou les extraits glycérinés de *Cyd. gigas*, de *Tethya lyncurium* et de *S. domuncula* se comportent avec l'albumine comme avec la fibrine ; on ne réussit cependant pas à impressionner l'ovalbumine pour la faire ensuite digérer dans de l'eau chloroformée, car cette substance n'entraîne pas les ferments.

Le gluten de blé est attaqué par la diastase de *R. simulans*, principalement en milieu alcalin. Il y a formation de tyrosine (réactif Russula) ; l'eau de brome ne donne pas la réaction du protéinochrome.

DIGESTION DE LA CASÉINE

La caséine est susceptible d'être digérée par les diastases des éponges, au même titre que les autres albuminoïdes. Généralement il y a d'abord action d'une présure, et c'est la caséine déjà coagulée qui subit l'attaque de la caséase ; dans d'autres conditions expérimentales la caséine est directement hydrolysée.

J'ai fait remarquer, au sujet de *R. simulans*, que cette action liquéfiante sur la caséine était très gênante quand on voulait faire l'étude de la présure des éponges. Quand on opère en liqueur suffisamment acide (0 gr. 50 d'acide sulfurique par litre) il y a formation d'un coagulum dur, mais à cette dose l'acide opère déjà pour son compte en provoquant la coagulation de la caséine. L'acidité est-elle faible ou nulle, le coagulum reste très mou, le tube dans lequel se fait l'essai ne peut être renversé à aucun moment. Comme il est impossible de séparer de l'action de la présure celle qui est due à l'acide lui-même et de démêler la part qui revient à chacun des agents dans la courbe représentant le phénomène, il ne m'a pas été possible d'étudier la marche d'action de la présure.

On peut étudier plus facilement la caséase qui est surajoutée au ferment coagulant ; il suffit en effet d'alcaliniser les mélanges sur

lesquels on opère pour paralyser entièrement la coagulase et favoriser au contraire l'action du ferment hydrolysant.

Quand on ajoute du carbonate de soude à un mélange de lait et de diastase de *R. simulans*, il ne se produit aucune coagulation ; au lieu de s'opacifier le mélange s'éclaircit. Il se fait une sorte de demi-transparence, qu'obscurcit seul un précipité blanchâtre extrêmement léger ; celui-ci finit par se déposer parfois au fond du tube, si l'expérience est prolongée pendant des semaines, et la liqueur surnageante est alors parfaitement limpide. La caséine a été hydrolysée par le ferment digestif, avec formation d'un dépôt de dyspeptones et de composés nucléiniens. La désintégration de la molécule albuminoïde a été poussée très loin ; en acidifiant le mélange à l'acide acétique, puis saturant à la craie, il est facile d'obtenir avec la plus grande netteté le brunissement que produit la tyrosinase. En évaporant au bain-marie le liquide de digestion du lait par la même diastase, j'ai obtenu des aiguilles de tyrosine, des cristaux de leucine, et des cristaux en navette dont je n'ai pas compris la nature et qui sont peut-être dus aux acides gras du lait.

L'eau de brome ne fournit encore pas la réaction du protéinochrome.

En même temps que se produisent ces phénomènes d'hydrolyse la liqueur jaunit, puis brunit. On a constaté depuis longtemps cette altération des laits qui servent aux expériences de digestion artificielle ; elle paraît due en grande partie à une sorte de caramélisation du lactose.

Dans les tubes acides le coagulum primitivement formé sous l'action de la présure s'affaisse lentement ; à la partie supérieure se dégage à mesure une couche liquide parfaitement limpide. Les corps insolubles qui prennent naissance pendant cette attaque de l'albuminoïde ne sont plus en suspension dans le liquide : ils restent plus ou moins accolés au caillot. En même temps le liquide jaunit légèrement, d'autant moins que la liqueur est plus acide.

La caséase possède une assez grande résistance à l'action de l'acide sulfurique : une proportion de 0gr. 80 par litre n'a pas arrêté son action, mais l'a fortement ralentie. Dans un tel mélange la caséine avait aux deux tiers disparu, après un mois de séjour à l'étuve à 34°. Quant à l'action adjuvante des alcalis, je l'ai trouvée régulièrement croissante avec le maximum d'alcalinité, sans trouver de dose optima ; il est vrai que je ne suis allé que jusqu'à une

quantité de carbonate de soude égale à 5 gr. 066 par litre. On pourrait objecter que l'hydrolyse de la caséine est produite dans les mélanges acides par un ferment différent de celui qui agit en milieu alcalin. Cette hypothèse ne peut pas être acceptée ; l'examen de la marche des expériences montre que l'influence retardante des acides est aussi régulière que l'influence adjuvante des alcalis. D'ailleurs la présence de la tyrosine dans le liquide de digestion du mélange cité plus haut, acidifié à 0 gr. 80 d'acide sulfurique par litre, montre bien que la caséine y avait été hydrolysée par la même diastase qui l'attaque en présence des alcalis.

Parmi les espèces qui digèrent la caséine je cite *R. simulans*, *S. domuncula*. *Tethya lyncurium*, *Cliona viridis* qui coagulent le lait (cette dernière bien faiblement) n'ont pas redissous le coagulum formé. Le suc de *Chondrosia reniformis*, de *Spongelia fragilis* et de *Cydonium gigas* n'ont pas attaqué la caséine.

Je crois être en droit de conclure des résultats que je viens de fournir, et surtout de ceux que m'ont donnés les diastases de *R. simulans*, que la caséase est entièrement identique avec les autres ferments des albuminoïdes. C'est une seule et même diastase qui paraît hydrolyser la gélatine, la fibrine et la caséine. Vouloir séparer de la subéripsine la caséase de *R. simulans* constituerait, je crois, une grossière erreur. Comparons en effet l'action produite sur les trois albuminoïdes cités plus haut ; pour tous les trois l'attaque est maxima en milieu alcalin, minima en milieu acide. L'acidité n'est pas extrêmement empêchante : à la dose de 1 gr. 3 par litre pour la fibrine, de 0 gr. 875 pour la gélatine, de 0 gr. 80 pour la caséine, l'acide sulfurique n'a pas empêché d'une façon absolue l'hydrolyse de se produire. La dose de carbonate de soude optima est de 3 gr. 5 environ pour la fibrine, de 4 grammes environ pour la gélatine ; nous venons de voir qu'elle est égale ou supérieure à 5 grammes pour la caséine. Nous pouvons regarder les deux premiers chiffres comme sensiblement égaux ; pour le dernier, remarquons que la caséine est une nucléoalbumine, renfermant par conséquent des nucléines à fonction acide. Il est très possible que cette différence de composition chimique soit en partie la cause de la légère différence dans les résultats que je viens de signaler.

Nous pouvons comparer la fibrine et la caséine au point de vue des produits auxquels donne naissance leur hydrolyse. Toutes les deux ont fourni de la tyrosine, sans protéinochromogène. Nous retrouvons

une telle identité d'action dans les divers cas qu'il est possible de conclure sans hésitation que la protéase agissant sur la gélatine, la trypsine qui digère la fibrine et la caséase de *R. simulans* sont en réalité un seul et même ferment, la subéripsine, dont les propriétés d'hydrolyse s'étendent à un assez grand nombre d'albuminoïdes. Nous pouvons également lui attribuer sans hésitations la digestion du gluten et celle de l'ovalbumine.

Je serai moins absolu en ce qui concerne d'autres Spongiaires. Il y aurait une contradiction apparente à établir de pareilles analogies au sujet de *Tethya*, par exemple, dont les ferments digestifs hydrolysent la fibrine et la gélatine et ne touchent pas à la caséine. Et cependant l'exemple de *R. simulans* me paraît si typique, venant à l'appui de ce qu'ont déjà vu un certain nombre d'auteurs au sujet de ferments digestifs analogues, qu'il me paraît difficile de voir dans les caséases des éponges un ferment spécial. Tout au plus pourrait-on dire qu'un ferment donné a ou n'a pas des propriétés *caséasiques*. La diastase de *S. domuncula* m'a montré des propriétés caséasiques, je n'en ai pas reconnu à celle de *Tethya lyncurium* et de *Cydonium gigas*, dans les conditions où je me suis placé. Nous ne connaissons pas une seule diastase, exception faite des diastases inorganiques, nous ne connaissons que des actions diastasiques, et ce n'est pas au moment où s'ébauche l'étude des anticorps, des alexines, des kinases, etc. que nous pouvons être autorisés à attribuer à une substance nouvelle chaque nouvelle action diastasique.

Je crois qu'il y a lieu aussi de souligner l'indépendance absolue qui existe entre la présure et le ferment hydrolysant chez les Éponges (1). On avait constaté déjà cette indépendance, et cependant bien souvent les recherches sur les caséases ont porté sur des espèces animales ou végétales qui sécrètent à la fois un ferment coagulant et un ferment digestif. Nous avons encore chez les éponges association des deux ferments qui ont chacun leur entière autonomie. Sans chercher à insister sur ce que la fréquence de cette association chez les êtres organisés présente d'intéressant, je puis faire remarquer que l'addition de petites quantités d'alcali suffit pour annihiler l'action de la présure et laisser subsister seule l'ac-

(1) J'avais déjà montré, pour le suc de S. *domuncula*, qu'un chauffage d'une heure à 70° détruit le pouvoir hydrolysant : il faut chauffer à une température supérieure comprise entre 70° et 80°) pour détruire le pouvoir coagulant.

tion hydrolysante. D'après ce que nous avons vu précédemment, il faut admettre que les phénomènes digestifs se passent chez *R. simulans* en milieu alcalin ; c'est donc en milieu alcalin aussi, sans coagulation préalable, que se produit la digestion des nucléoalbumines que les hasards de l'alimentation viennent à offrir à ses cellules digestives. Quelle peut être pour cet animal l'utilité d'une coagulase strictement oxyphile ?

BACTÉRIOLYSE.

Mes expériences d'alimentation artificielle m'avaient indiqué que les bactéries (*b. mesentericus*) peuvent servir de nourriture aux éponges. J'ai tenu à m'assurer si les diastases possèdent la propriété de détruire les bactéries in vitro. Je me suis servi à cet effet d'une solution de diastases de *R. simulans*, faite dans le bouillon ordinaire qui sert de milieu de culture en bactériologie. Cette solution agit avec assez d'énergie sur le vibrion du choléra, qui a été choisi à cause de la facilité avec laquelle il subit le phénomène de Pfeiffer. Il ne se produit pas d'agglutination en délayant une anse de platine de culture de choléra dans quelques gouttes de solution de diastase. Au début les bactéries conservent toute leur agilité, puis la vivacité de leurs mouvements diminue. Au bout d'une heure il est facile de constater que beaucoup d'entre elles sont immobiles, ont pris une forme beaucoup plus globuleuse. Après une heure et demie on trouve beaucoup d'aspects indiquant avec la dernière évidence la destruction des bactéries : formes bizarres, globuleuses ou vacuolaires, détritus mélangés aux restes des microorganismes et provenant de leur liquéfaction.

Cette action ne s'exerce pas sur toutes les espèces de bactéries ; le fait est évident à priori puisqu'il est nécessaire d'ajouter des antiseptiques aux sucs de Spongiaires pour en empêcher la putréfaction. Le développement des moisissures se fait aussi sur ces sucs avec la plus grande facilité.

Venant à l'appui des expériences d'alimentation, ces essais de bactériolyse montrent d'une façon précise quel rôle doit jouer la flore bactérienne de l'eau dans l'alimentation des Spongiaires. La vraie nature des aliments des éponges nous est toujours inconnue. Cependant nous pouvons, à la suite de ces recherches expéri-

mentales, admettre que les bactéries servent abondamment d'aliments aux éponges. Nous avons vu que les grains d'amidon sont ingérés par les choanocytes de *Syc. raphanus* et y subissent une attaque évidente ; l'étude des diastases va nous conduire à constater chez les Spongiaires la présence d'une amylase. Il est donc probable qu'une foule de petits débris végétaux qui flottent dans les eaux doivent aussi concourir à la nutrition des Spongiaires. Il en est de même des détritus animaux. Ajoutons encore les substances solubles, provenant de la destruction des organismes aquatiques et dont le rôle doit être vraisemblablement très important au point de vue qui nous occupe. Un certain nombre d'auteurs ont cité les Infusoires comme pouvant servir de proie aux éponges ; il ne doit en être ainsi que chez les animaux intacts, car sur des dissociations de *S. raphanus*, de *S. domuncula*, de *R. simulans*, etc., j'ai suivi bien des fois avec intérêt des infusoires qui venaient se jouer entre les cellules des éponges et se heurtaient impunément aux amibocytes et aux choanocytes qui encombraient la préparation.

HYDROLYSE DE L'AMIDON.

Le suc de *S. domuncula* possède un pouvoir hydrolysant marqué sur l'amidon, cru ou cuit, et le transforme en sucres réduisant la liqueur de Fehling. Cette action est très nettement oxyphile ; j'ai trouvé qu'à l'étuve à 37° la dose d'acide optima siège pour l'acide sulfurique aux environs de 0gr. 340 par litre. Le carbonate de soude se montre empêchant, comme pour les amylases en général.

Les diastases de *R. simulans* attaquent faiblement l'amidon cuit, sont sans action sur l'amidon cru ; il en est de même pour l'extrait glycériné de *Tethya lyncurium*. Le suc de *Cydonium gigas* attaque bien l'amidon, cru et cuit ; celui de *Chondrosia reniformis* n'a aucune action sur l'amidon, cru ou cuit.

A l'époque de mes premières recherches sur ce sujet j'avais adopté l'idée des spongiologues qui croient pour la plupart à la présence de l'amidon chez les éponges, aussi avais-je trouvé tout naturel de déceler chez ces êtres l'existence d'une amylase chargée d'hydrolyser les substances de réserve. On verra plus loin que mon opinion est devenue tout autre ; il ne m'est plus possible d'accorder aux éponges la propriété d'élaborer des substances amylacées. Il ne

m'est pas difficile néanmoins de trouver la véritable raison d'être de l'amylase, les expériences d'alimentation m'ayant fait constater que les choanocytes de *Syc. raphanus* peuvent ingérer l'amidon de riz et l'attaquer ultérieurement.

HYDROLYSE DES SUCRES.

Les solutions de diastases de *R. simulans* attaquent avec très peu d'énergie le saccharose et le raffinose ; il y aurait donc existence chez cette espèce, en très petite quantité d'après mes expériences, d'un ferment identique avec l'invertine. Les expériences toutes récentes de POTTEVIN [03] nous ont montré en effet que le raffinose est hydrolysé par l'invertine en même temps que le saccharose ; nous retrouvons ici la même concordance. Comme l'action s'est montrée très faible, il ne m'a pas paru utile de me livrer à une étude sérieuse des conditions dans lesquelles se fait cette attaque. J'ai noté seulement qu'elle ne se produit pas en milieu alcalin.

Le suc de *Cyd. gigas* dédouble le saccharose, l'extrait glycériné de *Tethya lyncurium* le laisse inaltéré.

Le suc de *S. domuncula* se montre plus actif. Il intervertit le sucre de canne et cette action est nettement oxyphile. J'ai observé que le maximum d'action, à l'étuve à 37°, se produit avec une acidité en acide sulfurique égale à 0gr.235 par litre environ. Par contre, avec une proportion de carbonate de soude égale à 0gr.252 par litre l'hydrolyse n'était pas arrêtée. Il y avait dans ce dernier cas, après 22 heures de contact, une décomposition de moins de 4 % du sucre offert au suc d'éponge ; elle était de 12,08 % dans le premier cas. La solution de saccharose était à 5 %.

EXPÉRIENCES DIVERSES.

La cellulose (papier filtre lavé aux acides, moelle de sureau soigneusement purifiée, coton lavé) n'est pas attaquée par les solutions de diastases de *R. simulans* ; la gélose (agar-agar) non plus. Pour ces recherches les mélanges sont restés six jours à l'étuve à 34°, en présence de chloroforme.

L'amygdaline n'a subi qu'une trace d'attaque après 17 heures de séjour à l'étuve à 34° en présence des mêmes diastases et de

chloroforme. Une attaque assez faible pour être marquée comme douteuse doit être regardée comme nulle.

Une solution bouillie de gomme arabique à 5 %, après huit jours de contact à l'étuve avec les mêmes diastases, en présence d'éther, n'a possédé que des traces de pouvoir réducteur sur la liqueur de Fehling.

Le salol n'est pas dédoublé par les diastases de la même éponge.

SAPONIFICATION DES GRAISSES.

Cette saponification peut être obtenue assez aisément avec les sucs de *Sub. domuncula*. En agitant ceux-ci avec des huiles (huile de ricin, huile d'olive) on remarque que rapidement la couche émulsionnée à la partie supérieure augmente d'épaisseur. La monobutyrine de la glycérine est hydrolysée avec facilité.

R. simulans possède une lipase extrêmement faible; bien que l'état relatif de pureté dans lequel j'ai pu préparer les diastases de cette espèce rendît les dosages d'acides gras beaucoup plus faciles qu'avec *S. domuncula*, je n'ai pas pu étudier utilement l'action lipasique produite par *Reniera*. C'est à peine si, après plusieurs jours de séjour à l'étuve, on peut saisir une légère différence dans l'émulsionnement de l'huile (huile de ricin) qui a été ajoutée à des solutions de diastases bouillies ou normales. Quant à la monobutyrine, elle subit également une attaque très faible; ses solutions légèrement alcalinisées au tournesol virent lentement aux tons roses.

OXYDASES ET RÉDUCTASES.

La seule mention de ferments de ce genre qui ait été faite chez les Éponges, à ma connaissance du moins, est celle que nous devons à Loisel [98]. Cet auteur a remarqué que le suc de *Spongilla fluviatilis* bleuit la teinture de gaïac, oxyde l'hydroquinone, colore mal ou ne colore pas du tout les solutions de gaïacol.

J'ai essayé de refaire ces recherches sur *R. simulans*, *S. domuncula*, *Cyd. gigas* et *Tethya lyncurium*.

Pour *R. simulans* je me suis servi d'une solution dans de l'eau fluorée à 2 % des diastases dont j'ai décrit plus haut la préparation.

Cette solution a été additionnée de pyrogallol et d'hydroquinone. Le résultat a été nul ; il m'a fallu attendre 24 heures pour constater du brunissement pour le pyrogallol ; au bout de ce temps l'hydroquinone n'avait pas été altérée. Cette observation n'a pas une très grande importance, car on sait combien les oxydases supportent mal la coagulation par l'alcool.

Suberites domuncula. La pulpe et le suc de *Suberites* n'ont montré aucune action sur la teinture chloroformique ou alcoolique récente de gaïac, sur le gaïacol, ont oxydé l'hydroquinone avec une très grande lenteur, ont bruni assez rapidement le pyrogallol et la pyrocatéchine. En présence d'eau oxygénée le suc de l'éponge a coloré en bleu la teinture de gaïac après un contact d'une quinzaine d'heures. Pour les essais avec les polyphénols le suc récent de l'éponge était préalablement amené à neutralisation au tournesol. Des expériences de contrôle faites avec du suc bouilli n'ont amené aucune oxydation du gaïac, du gaïacol et de l'hydroquinone ; le pyrogallol et la pyrocatéchine se sont très lentement et très faiblement oxydés dans les mêmes conditions. J'ai déjà rendu compte de ces résultats et j'en avais conclu que, s'il existe une oxydase chez *S. domuncula*, il faudrait la ranger « dans une catégorie spéciale, dans un groupe aussi éloigné de celui des laccases que ces dernières sont elles-mêmes éloignées de la tyrosinase ». Il y a lieu de remarquer que la teinte brune prise par les polyphénols est un mauvais critérium pour apprécier l'activité des liqueurs oxydantes ; ce qui me paraît le plus digne de remarque, c'est que tous les réactifs de la laccase ne sont pas atteints par le suc de *Suberites*.

Je n'ose pas regarder comme prouvée d'une manière certaine l'existence chez cette espèce d'une oxydase des polyphénols, car les phénomènes d'oxydation ont été peu marqués et parce que BERTRAND nous a appris que les sels de manganèse à acide faible peuvent jouer le rôle de diastases inorganiques. Le manganèse existe chez *S. domuncula*, en quantité qui m'a paru un peu variable suivant les individus que j'ai examinés ; l'unique dosage que j'aie fait m'a donné la proportion de $0^{gr},0032$ de manganèse p. % de matières sèches. Il serait très possible que ce métal existât sous forme de composés très dissociables et décomposables par la chaleur, et que l'action oxydante constatée fût attribuable uniquement à des composés de ce genre, à l'exclusion de toute diastase à proprement parler.

J'ai refait ces recherches sur les gemmules de *S. domuncula*, dont la teneur en manganèse est beaucoup plus marquée que celle des tissus adultes. Je rappelle que j'ai obtenu dans un dosage unique 0gr, 0200 de manganèse p. °/₀ de gemmules sèches. L'expérience est assez peu agréable à faire, car il n'est pas aisé de décortiquer les *Suberites* de leurs gemmules ; ces dernières, isolées le mieux possible, ont été triturées avec quelques gouttes d'eau distillée de manière à obtenir une pâte liquide qui a été ajoutée par gouttes aux divers réactifs. La teinture chloroformique récente de gaïac s'est oxydée relativement bien ; il a fallu cependant une bonne heure pour que le phénomène commençât à être appréciable. Il n'a pas été accéléré par la présence d'eau oxygénée. Le gaïacol a bruni, quoique avec une médiocre intensité, le pyrogallol s'est oxydé.

Ici encore j'hésite un peu à attribuer définitivement ces actions oxydantes à une diastase ; elles ont été plus intenses avec les gemmules qu'avec le reste de l'animal, en proportion, pourrait-on dire, de leur plus grande teneur en manganèse. C'est à ce métal seul que l'on pourrait peut-être attribuer les faibles oxydations que j'ai constatées, sans que de sa présence on soit obligé de conclure fatalement à celle d'oxydases. Rien ne nous prouve que le manganèse ne joue pas chez les êtres vivants d'autre rôle que celui d'adjuvant des oxydases. Et cependant, même en examinant sa présence à ce seul point de vue, il serait possible de faire rentrer le cas des gemmules dans la règle générale. En effet les gemmules, telles que nous les étudions d'ordinaire, sont des organes à l'état de vie ralentie, chez lesquels par conséquent la présence de diastases actives n'est provisoirement pas utile. Au moment où se produira la germination des gemmules, apparaîtront peut-être des diastases oxydantes en quantité notable, et la réserve de manganèse accumulée par l'organisme maternel trouverait alors son utilisation. Il est plus difficile de fournir une explication analogue pour les tissus adultes de *Suberites*, chez lesquels la présence du manganèse est accompagnée d'un pouvoir oxydant bien peu marqué.

Je crois pouvoir conclure de mes expériences qu'il paraît exister une oxydase faible chez *S. domuncula*, sans qu'il soit possible d'émettre à ce sujet aucune affirmation.

J'ai recherché si le suc de *Suberites* ne renfermerait pas de réductase dont l'action propre neutraliserait celle de l'oxydase. J'ai employé à cet effet la réaction d'Abelous et Gérard, la réduction

des nitrates ; le résultat a été négatif, il n'y a pas eu apparition de nitrites dans les mélanges. En remplaçant le nitrate de potasse par l'arséniate de soude, j'ai eu une formation d'arsénite plus marquée avec le suc normal qu'avec le suc bouilli ; la décoloration du bleu de méthylène est plus rapide aussi dans le suc normal que dans le suc bouilli. Il ne m'est guère possible de conclure de ces résultats à l'existence d'une réductase.

Le manque de netteté des divers résultats rapportés plus haut, qui se trouvent presque compris dans les limites où les causes d'erreur ont pu les produire à elles seules, ne permettait pas de fournir une explication à ce fait que le suc de *Suberites* s'oxyde au contact de l'air (1). J'avais remarqué que le suc de l'éponge ne s'altère pas quand on le conserve en flacons soigneusement bouchés, que en présence d'oxygène la partie supérieure du liquide prend une teinte brune qui gagne graduellement en épaisseur en se fonçant ; au niveau du ménisque supérieur finit même par se coller aux parois du flacon un anneau noir adhérent. En portant à l'étuve à 100° des tranches de *Suberites*, on les retrouve régulièrement teintées de brun à leur surface, le centre est inaltéré. En précipitant par l'alcool du suc de *Suberites* qui avait été soumis à la décantation après un repos de 24 heures, le précipité jaunâtre qui s'était formé est devenu graduellement d'un beau noir en séchant sur le filtre. J'avais observé également que le suc bouilli brunit à l'air, quoiqu'avec bien moins de rapidité que le suc normal. N'ayant pas su expliquer ces faits, je m'étais contenté de les assimiler au peu que nous savions, il y a deux ans encore, sur le brunissement du sang des Insectes et sur certains faits analogues de mélanose.

Les récentes acquisitions de la science en ce qui concerne les oxydases animales m'ont fait comprendre le mécanisme de ces phénomènes, très simple en réalité. Nous savons maintenant que le sang de certains Insectes, au contact de l'air, subit un noircissement dû à l'action d'une tyrosinase et de la tyrosine qu'il renferme (O. von Fürth et H. Schneider). Biedermann avait déjà montré que l'intestin moyen de *Tenebrio molitor* renferme de la tyrosinase. Przibram (in von Fürth) et Gessard nous ont appris que le noir de Seiche est également produit par l'action d'une tyrosinase sur

(1) Loisel avait remarqué également que le suc de *Spongille* brunit à sa surface quand il est maintenu au contact de l'air.

un corps analogue à la tyrosine. La découverte de ces tyrosinases a éclairé d'un jour tout à fait nouveau la genèse des mélanines et permis d'identifier la teinte noire que subissent les plaies des Insectes et celles des Champignons.

En ajoutant de la tyrosine à du suc de *Suberites*, au moment de son expression, on obtient rapidement un noircissement intense du mélange ; le suc bouilli est sans action : l'éponge renferme donc une tyrosinase. Elle ne possède pas de tyrosine ; en détruisant les diastases du suc par une ébullition continuée pendant cinq minutes, le liquide ne brunit pas par l'addition de tyrosinase de Russules.

L'expérience est plus élégante en opérant de la manière suivante : du suc est additionné de trois volumes d'alcool à 90°, le précipité jaunâtre qui se forme est recueilli sur un filtre, le liquide est évaporé à siccité. Le résidu de l'évaporation est repris à l'eau bouillante et la solution divisée en deux parties : à l'une d'elles est ajoutée de la tyrosinase de Russules, à l'autre une bande de papier filtre portant le précipité alcoolique. Aucune des deux ne noircit. Une autre bande du même filtre, placée dans une solution de tyrosine, produit assez rapidement un brunissement intense de la solution.

Le suc normal ne se colore pas rapidement à l'air ; dans un tube à essais il faut bien attendre 24 heures pour apercevoir un changement de teinte à la partie supérieure du liquide. Une aération énergique hâte l'apparition du phénomène et augmente son intensité. Lors de mes premières recherches sur les éponges, j'avais dû renoncer à m'aider de l'aspiration à la trompe pour la filtration des sucs de *Suberites* ; un des inconvénients de cette méthode consistait dans l'extrême intensité de la teinte prise ainsi par les sucs. L'addition de tyrosinase Bourquelot n'accélère pas l'apparition de la teinte brune dans le suc normal ; je crois même qu'elle la retarde légèrement. J'ai remarqué cette influence retardante dans deux expériences successives ; dans une troisième elle existait également, mais il m'est impossible d'en tenir compte, car les essais avaient reçu du thymol en quantité non déterminée. Par contre l'action oxydante, qui semble un peu plus lente à ses débuts en présence de la macération de Russules, serait ultérieurement activée : la teinte brune semble virer plus vite à des noirs plus francs. Rien de bien positif au total.

Le séjour dans l'étuve à 34° accélère l'apparition de la teinte

brune, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par la comparaison avec du suc témoin resté à l'air libre.

Ces diverses expériences démontrent suffisamment que le chromogène ne préexiste pas dans le suc de l'éponge ; il prend naissance seulement in vitro. Je me crois en droit d'admettre que le brunissement du suc est dû à l'action d'une tyrosinase sur de la tyrosine, ou sur un corps analogue (1), qui prend naissance par autolyse du suc. L'influence accélératrice de la chaleur porte à la fois sur l'hydrolyse des albuminoïdes et sur l'oxydation de la tyrosine formée. Il m'a semblé que l'addition de fragments de fibrine au suc d'éponge a également pour résultat d'activer le brunissement ; ce serait le résultat d'une formation plus intense de tyrosine.

Et l'on arrive ainsi à comprendre certains faits dont l'explication m'était apparue comme insoluble jusqu'à ces derniers temps. Si l'alcool fait apparaître dans le suc purifié par décantation après repos, par conséquent partiellement autolysé, un coagulum jaunâtre qui devient noir sur le filtre, c'est que le coagulum comprend à la fois des albumines, des diastases et, emprisonnée dans ce caillot, de la tyrosine déjà partiellement oxydée et qui achève d'accomplir son cycle de colorations sous l'influence de l'aération à laquelle elle est soumise pendant la dessication du précipité. En opérant sur du suc au moment même où il vient d'être exprimé, en se résignant à recueillir sur le filtre, en même temps que les produits utiles, des débris de cellules, des spicules, des grains de sable, etc. dont une décantation seule pourrait débarrasser le suc, on peut obtenir un précipité qui ne subit aucune altération mélanique.

Quand on porte à l'étuve à 100° des tranches de Suberites, celles-ci commencent à subir pendant l'opération de la section un début d'autolyse, qui se continue jusqu'à ce que la température des fragments ait dépassé la température mortelle pour le ferment hydrolysant. La tyrosine formée pendant toute cette période est oxydée, au contact de l'air, par la tyrosinase dont l'action se continue pendant plus longtemps, car la température qui la détruit paraît être plus élevée que pour la plupart des diastases. J'ajoute que la tyrosine produite n'est pas toute oxydée dans ces conditions ; en

(1) Les recherches récentes d'Emerson [02] ont établi que la tyrosine n'est pas le seul corps noircissant par la tyrosinase, mais qu'elle est seulement le représentant d'un groupe de substances qui fournissent la même réaction. Ce résultat était à prévoir.

reprenant par l'eau bouillante des fragments desséchés à l'étuve et en ajoutant de la tyrosinase Bourquelot à une moitié du liquide, cette moitié subit une oxydation faible, mais parfaitement visible.

Dans mes premiers essais j'avais constaté que le suc bouilli n'en subit pas moins une légère et lente altération au contact de l'oxygène. J'avais opéré sur du suc décanté après repos dans des flacons bien bouchés, non bruni par conséquent, et dans lequel s'était formée par autolyse une certaine quantité de chromogène. Une courte ébullition avait largement suffi pour détruire les diastases digestives, mais avait sans doute respecté quelques traces de la tyrosinase, plus résistante, qui avait pu jouer son rôle oxydant. Ayant l'explication de ces faits, j'ai pu m'assurer que du suc récent, bouilli pendant 5 minutes, ne subit plus aucune espèce de coloration.

J'ai tenu à relever ces quelques points de détail pour ne pas être accusé d'avoir laissé sur ma route des faits que j'avais fournis moi-même et qui, insuffisamment expliqués, paraissaient constituer des exceptions aux lois des diastases. Tout s'accorde au contraire pour appuyer l'explication que j'ai donnée du noircissement du suc de *S. domuncula*.

Dans une note où je consignais quelques-uns de ces résultats [03 *a*] j'avais fait remarquer que le thymol paraît constituer une substance empêchante pour la tyrosinase de l'éponge. J'ai fait dans cette voie un essai superficiel en opérant sur des solutions de tyrosine à 0 gr. 20 % dans l'eau distillée, additionnées d'une macération glycérinée obtenue en immergeant dans de la glycérine des bandes du papier filtre imprégné de diastases de *Suberites* et dont il a été parlé plus haut. Le thymol agit bien comme agent empêchant à l'égard de la tyrosinase. Après huit jours de contact à l'étuve les mélanges thymolisés n'ont pas bruni, mais à leur partie supérieure le thymol s'est transformé en gouttelettes roses à aspect huileux.

L'acide sulfurique et le carbonate de soude gênent le noircissement de la tyrosine. En ajoutant aux mélanges de l'expérience précédente, sans thymol, des quantités d'acide sulfurique aux doses de 0 gr. 33 et de 0 gr. 63 par litre, et de carbonate de soude aux doses de 0 gr. 50 et de 0 gr. 90, après huit jours d'étuve à 34° je n'ai obtenu un faible brunissement que dans le tube le moins acide ; les autres essais n'avaient pas changé de teinte.

Gessard [01] nous a appris que l'apparition d'une teinte rose semble être seule caractéristique de l'action sur la tyrosine de la

tyrosinase des champignons ; la couleur noire qui se forme ultérieurement peut être due à l'action des agents les plus divers. Je n'ai obtenu jamais que la teinte brune, directement ; il est vrai que la macération glycérinée que j'ai employée ne peut pas être citée comme un modèle de pureté. On se souvient en effet que le précipité alcoolique dont elle était une solution avait été obtenu en précipitant par l'alcool un suc qui venait à peine d'être extrait, et on comprend à quelle purée animale s'applique cette expression de suc.

Je viens de faire un essai sur les gemmules de deux individus de *Suberites*. Elles ont été broyées avec de l'eau distillée, et la pâte liquide a été additionnée de tyrosine. Après 24 heures de contact en présence de chloroforme je n'ai pas observé le moindre brunissement du mélange.

Il ne m'a pas été encore possible de localiser en quel point des tissus de l'éponge se fait la sécrétion du ferment oxydant.

Tout ce que j'ai dit précédemment au sujet des oxydases de *S. domuncula* permettra de traiter rapidement la même question en ce qui concerne les autres espèces étudiées.

Tethya lyncurium. Les tissus et le suc de cette espèce ont une action nulle sur le gaïac, le gaïacol, la résorcine et l'hydroquinone, colorent lentement le pyrogallol. En octobre de l'année dernière des recherches, effectuées avec du suc de la même espèce, m'ont donné une action à peu près nulle sur l'hydroquinone après une demi-heure de contact, marquée sur le pyrogallol après le même temps ; l'oxydation du pyrogallol n'était pas plus intense que dans un essai comparatif fait avec le même suc bouilli. Un extrait glycériné s'était montré un peu plus actif : oxydation un peu plus forte pour le pyrogallol, lente et faible pour l'hydroquinone, assez rapide pour la pyrocatéchine. Je rappelle que *Tethya* renferme parfois du manganèse [03 *b*].

En reprenant les essais avec le suc de *Tethya*, en janvier de cette année, en présence d'eau oxygénée, j'ai obtenu un bleuissement très lent de la teinture de gaïac (dix heures ont été nécessaires pour que la réaction ait toute la netteté désirable), action nulle sur le gaïacol en solution saturée. Je ne crois pas que l'étude des produits qui oxydent le gaïac en présence d'eau oxygénée ait un grand intérêt pour la science. Nous savons que les métaux colloï-

daux donnent la même réaction ; celle-ci semble souvent caractériser plutôt l'état physique que les propriétés chimiques des substances qui la fournissent. On a appelé ferments oxydants indirects ou peroxydases (1) les produits qui donnent cette réaction; je préfère de beaucoup le nom de corps oxydants indirects.

Si *Tethya* ne possède pas de ferment comparable à la laccase, ni de corps oxydant indirect, elle sécrète une tyrosinase. Comme chez *S. domuncula* il y a brunissement lent du suc, brunissement rapide quand le suc est additionné de tyrosine. Même pouvoir accélérateur de la chaleur, même pouvoir empêchant du thymol. Le suc, cette fois encore, ne renferme pas de tyrosine au début de l'expérience, celle-ci prend naissance graduellement.

J'ai cherché inutilement à localiser chez *Tethya* la sécrétion de la tyrosinase : j'ai fait macérer pendant une heure des tranches fines de l'animal dans de l'alcool absolu pour coaguler les diastases et fixer les tissus, puis ces fragments ont été mis pendant une quinzaine d'heures dans de l'eau de mer saturée de tyrosine, enfin conservés pendant plusieurs jours dans l'alcool à 90°. Les fragments ont bruni à leur surface : le microscope à montré une teinte diffuse, non localisée ; le cortex était incolore. Des fragments d'un autre individu ont été placés dans de l'eau de mer tyrosinée pendant une heure, puis dans de l'alcool absolu : après plusieurs jours il n'y avait pas de changement dans la partie médullaire, le cortex avait pris une teinte bleue que je ne m'explique pas et qui n'était localisée dans aucune cellule.

Cydonium gigas. La pulpe et le suc n'ont pas d'action sur le gaïac, la résorcine, l'hydroquinone ; ils ont une action très faible et très lente sur le pyrogallol et la pyrocatéchine. Les expériences avec le nitrate de potasse, l'arséniate de soude et le bleu de méthylène fournissent les mêmes résultats qu'avec *S. domuncula*.

Cette espèce encore possède une tyrosinase : son suc noircit très rapidement les solutions de tyrosine. Il y a même plus ici, et le suc noircit seul assez rapidement à l'air, car il renferme à la fois de la tyrosinase et une faible quantité de tyrosine ou d'une substance

(1) Je ne sais si la notion des peroxydases continuera à être conservée dans la science ; en tout cas ce nom montre bien combien il serait utile de codifier la terminologie des diastases. Il suffit de comparer les noms d'oxydase et de peroxydase pour montrer qu'il y a là une réforme à accomplir.

analogue. Il suffit, pour s'en apercevoir, de comparer les divers lots d'un suc dont une partie est restée dans une capsule et dont le reste a été aussitôt après l'expression réparti dans des tubes à essais, soumis par conséquent à une bien moindre aération. Après une à deux heures de repos j'ai évalué que le liquide contenu dans la capsule avait subi un brunissement, c'est-à-dire une oxydation double de l'autre.

En consultant mes notes je retrouve trace de ces faits. Lorsque j'avais voulu préparer du suc de *Cydonium* pour des expériences de digestion, mes doigts avaient manipulé la pulpe de l'éponge, et ils avaient gardé une couleur noirâtre qui pendant plusieurs jours avait résisté à tous les lavages.

On peut démontrer d'une façon plus scientifique la coexistence chez *Cydonium* d'une tyrosinase et d'une substance analogue à la tyrosine ; le suc bouilli est oxydé, lentement et faiblement il est vrai, par la tyrosinase de Russules. En précipitant le suc par trois fois son volume d'alcool à 90°, aussitôt après son expression, on recueille un précipité gris qui oxyde à la fois les solutions de tyrosine et la solution obtenue en traitant par l'eau bouillante le résidu d'évaporation de la liqueur alcoolique précédente. L'individu qui avait fourni le suc sur lequel ont porté ces expériences venait d'être pêché et était parfaitement vivant, ainsi que me l'a montré une dissociation. On ne peut donc pas songer à une autodigestion antérieure à l'arrivée au laboratoire ; il me paraît plus logique d'admettre que l'animal vivant renferme à la fois de la tyrosine et de la tyrosinase.

La présence de faibles quantités d'alcali (carbonate à la dose de 0 gr. 54 par litre environ) accélère le noircissement du suc, sans doute en favorisant l'attaque des albuminoïdes. L'acide sulfurique, à la dose de 0 gr. 24 par litre, s'est montré très fortement empêchant : après 18 heures c'est à peine s'il était possible de constater des traces de noircissement à la partie supérieure. Le thymol est empêchant, son action a été cependant moins marquée qu'avec *S. domuncula*.

La teinte prise par le suc n'est pas la même qu'avec les deux autres espèces : avec *S. domuncula* on a des bruns un peu chauds, des noirs à reflets pourprés ; avec *Tethya* les tons sont dans les brun rougeâtre ; avec *C. gigas* on a un noir très franc avec, semble-t-il, des reflets violet bleu.

De même pour l'action sur la tyrosine. *Cydonium* donne un noir bleu, *Suberites* un noir un peu rougeâtre, avec *Tethya* la teinte est bien plus rougeâtre encore. Cette question sera à étudier de plus près ; je me contente ici de signaler ces faits.

Au sujet de la localisation de la tyrosinase chez *Cydonium* je n'ai obtenu qu'une expérience satisfaisante. Il s'agit de fragments de *Cydonium* vivants qui avaient été plongés pendant une heure dans de l'alcool absolu pour coaguler les albuminoïdes et fixer légèrement les tissus, puis avaient séjourné pendant deux heures dans de l'eau de mer saturée de tyrosine. Un d'eux avait été ensuite placé dans de l'alcool à 90°, l'autre dans une solution de tyrosine additionnée de formol à la dose de 10 %. C'est ce dernier fragment qui a seul bruni. A l'examen microscopique il a été facile de constater que les cellules brunes étaient presque exclusivement les cellules sphéruleuses ; quelques cellules fixes, à aspect fortement granuleux, avaient également pris la même coloration. Le maximum de brunissement siégeait à la partie externe du choanosome, immédiatement sous la couche corticale chargée de sterrasters.

Depuis que mon attention a été attirée sur les tyrosinases des éponges j'ai cherché quelle pouvait être la diffusion de ce ferment. J'ai fait, sans le moindre succès, quelques essais sur des *Halichondridés* que je n'ai pas encore caractérisées ; pour le moment les trois espèces qui m'ont donné des résultats positifs sont trois espèces compactes. *R. simulans* n'oxyde pas la tyrosine.

Ainsi qu'on le voit, les résultats de mes recherches sur les oxydases sont des plus variables ; le groupe des laccases proprement dites n'est peut-être pas représenté chez les éponges que j'ai examinées, les hypothétiques peroxydases non plus. La tyrosinase se rencontre chez des espèces très répandues.

Nous ne connaissons pas encore le rôle physiologique exact des tyrosinases ; il est peut-être complexe. Dans le règne animal, autant qu'on peut le pressentir à l'heure actuelle, ces ferments joueraient un rôle des plus actifs pour la genèse de certaines mélanines, de certaines pigmentations. Chez les Spongiaires il n'en est pas de même : *S. domuncula*, *T. lyncurium* sont colorées par des lipochromes, *C. gigas* est presque incolore. Cependant *Chondrosia reniformis* et quelques espèces voisines possèdent des couleurs qui sont d'une remarquable stabilité à la lumière et d'une absolue résistance aux dissolvants, leur aspect n'est pas sans analogie avec

celui que présente la tyrosine oxydée. Il y aurait lieu de voir si ces espèces ne doivent pas leur pigmentation à des ferments appartenant au groupe des tyrosinases.

On a attribué un rôle beaucoup plus important aux oxydases : elles nous apparaissent comme étant en rapport intime avec la nutrition des tissus, elles semblent être des ferments respiratoires. Il est impossible de ne pas être séduit par cette hypothèse après les belles recherches de Bertrand qui a pu produire in vitro de véritables respirations aux dépens de substances chimiques bien définies. Remarquons cependant que jusqu'ici les oxydases étudiées n'ont guère oxydé dans nos laboratoires que des composés phénoliques plus ou moins complexes, c'est-à-dire des substances entièrement comparables aux produits de désassimilation des organismes animaux. Il est probable qu'à l'intérieur des cellules vivantes les conditions se trouvent être autrement favorables pour l'action des oxydases que dans les tubes à essais de nos laboratoires, et que le travail accompli est autrement sérieux. Aussi ne faut-il pas attacher une bien grande importance à ce fait que le suc de toutes les espèces d'éponges n'oxyde pas la tyrosine ; chez toutes les phénomènes biologiques se montreront certainement les mêmes dans leur essence quand nous pourrons pénétrer au fond des faits et quand notre arsenal chimique sera mieux pourvu.

CHAPITRE IV.

SÉCRÉTIONS

PIGMENTS

La question de la nature des pigments des éponges en est toujours à peu près au point où l'ont amenée les multiples recherches de Krukenberg, aussi y a-t-il lieu de la revoir et de chercher à la mettre au courant des théories de la biologie moderne.

Voici, d'après les recherches de Krukenberg, de Mérejkowsky, de Topsent, de Mac Munn, d'autres encore, comment on peut résumer ce que nous savons sur les matières colorantes sécrétées par les éponges.

D'un côté on trouve le grand groupe des lipochromes, le plus abondamment représenté chez les Spongiaires. Les corps qui le composent appartiennent à la série *xanthique* (1), à la gamme chaude, variant comme ton du jaune au rouge le plus vif en passant par tous les tons intermédiaires, surtout dans la région de l'orangé. On sait que les pigments de la série *cyanique* ne semblent pas être toujours essentiellement différents des précédents ; un des caractères des lipochromes consiste en effet dans leurs changements de coloration sous l'influence des acides concentrés, des alcalis, etc., les teintes prises par eux étant alors généralement bleues ou vertes. D'ailleurs chez les Crustacés (Krukenberg, Mérejkowsky, Newbigin), chez les *Velella* et les *Porpita* (Mérejkowsky), etc. on rencontre les lipochromogènes bleus de Krukenberg, qui dans certaines conditions peuvent se tranformer en lipochromes appartenant à la gamme chaude.

Krukenberg a appelé *uranidines* des pigments jaunes subissant la mélanose par absorption d'oxygène (avec intervention de ferments suivant l'auteur) et qui caractérisent *Aplysina aerophoba* et *Aplysilla sulfurea*.

(1) Ce nom est malheureux ; il rappelle immédiatement à l'esprit la xanthine, avec laquelle il n'a qu'une parenté étymologique. Un nom tel que xanthoïque conviendrait mieux.

Le même auteur a désigné du nom de *floridines* des pigments, de teintes comprises entre le violet et le rouge pourpre, solubles dans l'eau et la glycérine, insolubles dans les dissolvants organiques et bien proches parents de la phycoérythrine. Il est même entièrement vraisemblable que cette parenté va jusqu'à l'identité absolue, et je crois pouvoir admettre que l'auteur a opéré sur des éponges qui étaient parasitées par des algues à phycoérythrine. Un certain nombre de *Spongéliées* et d'espèces voisines renferment une Oscillaire (*O. spongeliæ*) colorée par un pigment dont le spectre est celui de la phycoérythrine ; j'ai rencontré un individu de *Reniera simulans*, accolé à une *Spongelia* et qui s'était laissé partiellement infecter par la même algue. On connaît d'autres Floridées parasites des éponges. (Voir LENDENFELD, 97). Les seules différences que KRUKENBERG ait trouvées entre la phycoérythrine des Floridées et ses floridines consiste dans une répartition un peu spéciale dans le spectre des bandes d'absorption et dans leur résistance, en solution aqueuse, au chauffage à 100°. On sait que ces deux caractères sont très variables avec la composition du milieu dans lequel on opère et avec la manière dont on conduit les expériences.

Est soluble dans l'eau et insoluble dans l'alcool absolu le pigment rouge pourpre que MOSELEY (cité par KRUKENBERG) a extrait de *Poliopogon amadou* ; mêmes propriétés pour la *subéritine* que MÉREJKOWSKY [83] a obtenue des variétés violettes de *S. domuncula*. Au sujet de cette dernière l'auteur fait remarquer avec juste raison qu'elle est également présente chez les *Suberites* les plus riches en pigment orangé. Il suffit de mettre des fragments de ceux-ci avec de l'eau chloroformée, dans un flacon bouché, pour voir l'eau se colorer lentement en bleu violacé. Je diffère un peu de MÉREJKOWSKY en ce qui concerne les réactions de cette substance colorée. J'ai trouvé que les acides chlorhydrique, sulfurique, azotique, acétique ne la précipitent pas en vert bleuâtre, mais qu'ils précipitent les albuminoïdes de la solution en blanc et font virer au bleu la couleur du liquide, avec décoloration plus ou moins rapide à l'ébullition. Dans ce dernier cas l'acide azotique donne, naturellement, une coloration jaune. La potasse ne la précipite pas en jaune, mais elle n'altère pas la couleur à froid, la détruit à chaud avec apparition d'une teinte jaunâtre banale. L'ammoniaque la rend plus rose, la décolore à l'ébullition. L'ébullition simple de la solution du pigment la fait aussi virer à des tons plus roses. On voit que ce

produit s'éloigne absolument des lipochromogènes de KRUKENBERG et diffère aussi des anthocyanes. NEWBIGIN [98] rapproche de celles-ci les pigments bleus d'un grand nombre d'animaux et fait remarquer que ces pigments, comme les anthocyanes, donnent fréquemment une réaction voisine de celle du tournesol, bleuissant par les alcalis et rougissant par les acides. Ici le cas est absolument différent.

La *spongioporphyrine* de *Suberites Wilsoni* (MAC MUNN, [00]) est soluble dans l'eau et l'alcool acidifié, insoluble dans la plupart des dissolvants organiques ; elle est de couleur rouge pourpre en solution acide, bleue en liqueur alcaline. Voilà un pigment que l'on peut rapprocher du tournesol par ses propriétés et assimiler aux anthocyanes.

Chondrosia reniformis est teintée de noir violacé dans sa partie corticale. Le pigment que renferme cette espèce est insoluble dans les dissolvants usuels ; j'admettrais volontiers qu'il y aurait lieu de le comparer au noir de la seiche. J'ai en effet démontré chez d'autres éponges la présence de tyrosinase, tandis que leurs ferments digestifs produisent de la tyrosine. Il serait donc parfaitement possible que le pigment de *Chondrosia* et de quelques autres espèces fût dû à l'oxydation par une oxydase d'un corps analogue à la tyrosine.

L'exposé précédent est incomplet ; il est inutile de chercher à le compléter. Un point est surtout à retenir, c'est que les lipochromes produisent presque entièrement la pigmentation des Spongiaires ; c'est d'eux que nous allons principalement nous occuper.

LIPOCHROMES.

On connaît leurs propriétés principales. Ce sont des corps insolubles dans l'eau, solubles au contraire dans un grand nombre de dissolvants organiques. On ne peut pas les obtenir sous l'état cristallisé (1) et à l'évaporation de leurs solutions ils se déposent sous forme de masses d'aspect butyreux. NEWBIGIN les divise en deux classes, suivant qu'ils se combinent ou non avec les alcalis caustiques; les animaux posséderaient des lipochromes des deux classes, les plantes n'auraient que ceux de la seconde. Le type de

(1) Exception faite cependant pour les lutéines.

celle-ci serait la carottine, qui pour CARL EHRING serait une graisse de cholestérine ; la première classe serait de nature chimique inconnue. Il y a là une erreur à rectifier. La carottine, ARNAUD l'a démontré, est un carbure d'hydrogène possédant la formule $C^{26}H^{38}$ et existant dans les carottes en même temps que de la cholestérine. La carottine cristallise (1).

Bien qu'elle se rapproche des lipochromes par un grand nombre de ses propriétés, je crois qu'il faut la rayer délibérément du groupe des lipochromes. Il ne faut pas ranger sous cette rubrique tous les pigments solubles dans les dissolvants organiques et subissant des changements de coloration sous l'influence des acides concentrés. Il est bon d'établir des divisions fondamentales parmi ces pigments, dont les propriétés biologiques sont peut-être essentiellement différentes. A côté des carbures d'hydrogène colorés, dont le carotène est l'unique représentant à ce jour, il faudra mettre les lipochromes proprement dits qu'il est actuellement difficile de définir convenablement, mais que vraisemblablement on pourra classer avec fruit lorsque leurs rapports avec la cholestérine auront été suffisamment éclaircis. Actuellement nous les caractériserons seulement par leur propriété d'être plus ou moins saponifiables par les alcalis ; c'est donc à la première classe de NEWBIGIN que je réserve le nom de lipochrome.

Un certain nombre de lipochromes ont été réunis par MÉREJKOWSKY [83] sous le nom de zoonérythrine. Voici quels seraient les caractères de cette substance : elle aurait une couleur rouge orange, serait soluble en rouge carmin dans le sulfure de carbone, se colorerait en bleu par l'acide sulfurique, souvent aussi par l'acide chlorhydrique et l'acide azotique. En réalité le nom de zoonérythrine ne paraît pas s'appliquer à un lipochrome déterminé, mais

(1) Pendant la correction des épreuves de ce travail j'ai pu me procurer la thèse de EHRING. L'auteur admet que le pigment de la tomate (Tomatencarotin), *qu'il n'a pas pu obtenir à l'état cristallisé*, est un composé formé d'*une* cholestérine et d'un certain nombre d'acides gras dont il a préparé les sels barytiques. La teneur de ceux-ci en baryum lui a permis de reconnaître les acides stéarique, palmitique, margarique, pentadécylique. A ces composés serait surajouté un carbure d'hydrogène de la série du méthane.

L'auteur nous apprend aussi que, postérieurement aux recherches d'ARNAUD et d'HANSEN, WIRTH a admis que le pigment de la fleur du souci est formé d'éthers cholestériques (acides laurique et myristique), et que en plus KIRCHNER a trouvé dans le même pigment les acides margarique, palmitique et pentadécylique.

bien à un groupe de lipochromes dans lequel KRUKENBERG a établi des variétés : rodophane, orangine, etc. ailleurs que chez les éponges.

Ce groupe de pigments n'est pas nettement limité ; les caractères fondamentaux peuvent manquer isolément, et MÉREJKOWSKY lui-même a été hésitant pour savoir s'il y avait lieu de donner à certains lipochromes (*Actinia mesembryanthemum*) le nom de zoonérythrine ou bien s'il convenait de les ranger ailleurs.

Comme d'autre part il existe les analogies les plus grandes, la parenté la plus étroite entre les lipochromes que l'on a appelés zoonérythrine et d'autres, très voisins, qui se colorent d'une façon un peu différente sous l'action des acides, je crois que le terme de zoonérythrine ne peut pas rendre de bien grands services à la science. Il sera certainement supprimé lorsque nous connaîtrons mieux la constitution intime des lipochromes et que nous pourrons les classer d'une manière vraiment scientifique. Les objections de KRUKENBERG [82] avaient déjà rendu MÉREJKOWSKY lui-même hésitant sur la spécificité de sa zoonérythrine, et il propose d'ajouter dans son mémoire à la suite du mot de zoonérythrine, toutes les fois qu'il est employé : « ou une autre variété rouge du groupe des lipochromes ».

DASTRE et FLORESCO [98] ont fait remarquer que la réaction bleue avec l'acide azotique pourrait ne pas être toujours due au pigment, attendu que l'alcool éthylique lui-même la donne parfaitement dans certaines conditions. Dans la pratique cependant cette cause d'erreur n'est guère à redouter si l'on a la précaution d'évaporer les extraits d'animaux jusqu'à ce qu'ils renferment trop peu d'alcool pour pouvoir fournir cette réaction. Celle-ci est aussi donnée par un certain nombre d'autres substances organiques qui sont colorables en bleu par les composés nitreux (1). Comme l'acide azotique donne des composés nitreux au contact de nombreuses matières organiques, je crois qu'il est prudent de ne pas considérer l'acide azotique comme un réactif des lipochromes, ou du moins de ne lui accorder qu'une confiance limitée.

Par contre on pourrait ajouter à la liste des réactifs l'iode, sous forme d'eau iodée ou d'alcool iodé, car ce corps fournit parfois avec les lipochromes des réactions extrêmement nettes.

(1) On peut consulter à ce sujet le travail de GAVARD [03].

Voici, au hasard de la plume, quelques réactions colorées que j'ai été à même de faire.

Le pigment de *Sub. domuncula* (teinture chloroformique ou éthérée évaporée à chaud ou soumise à l'évaporation spontanée) bleuit par l'acide sulfurique, reste inaltéré en présence d'acide chlorhydrique, se colore par l'acide azotique en une teinte bleue extrêmement fugace qui passe immédiatement au vert et aussitôt à une couleur jaunâtre insignifiante. L'iode le colore, mais lentement, en une teinte bleue. Ces réactions peuvent se produire sur l'animal entier ou sur des dissociations ; il est très facile de voir sur celles-ci, au microscope, les virages de ton instantanés qui se produisent sous l'action de l'acide azotique. En mettant dans de l'eau iodée des tranches de Suberites on peut reproduire en bleu, avec la plus grande exactitude, la répartition du pigment rouge de l'animal. Krukenberg a pu faire bouillir impunément avec des lessives alcalines le pigment de Suberites ; j'ai refait cette expérience avec un succès égal sur l'extrait éthéré de la même espèce. Cette résistance du pigment à la potasse cesse quand on emploie la potasse alcoolique qui atteint plus sûrement le lipochrome. La teinture chloroformique de Suberites devient plus jaune quand elle est additionnée de potasse alcoolique ; à chaud la teinte devient jaune citron.

Dans mon précédent travail sur *S. domuncula*, j'avais énuméré les principales modifications que peut présenter la couleur habituelle de l'espèce. En traitant par le chloroforme des individus de couleur différente, le dissolvant a entraîné un pigment en tout semblable au lipochrome habituel, ayant le même aspect et les mêmes réactions colorées.

Les gemmules de *S. domuncula* semblent avoir un pigment beaucoup plus résistant à l'action des dissolvants que celui de l'animal adulte. En réalité il ne doit pas en être ainsi, et l'imperméabilité relative de la sorte de coque qui emprisonne les gemmules doit être la cause qui s'oppose à leur décoloration. L'acide sulfurique colore les gemmules dissociées en bleu, l'acide chlorhydrique en brun acajou, l'acide azotique les jaunit sans qu'il y ait passage par la teinte bleue. Lorsque celle-ci apparaît, il est vraisemblable que quelques débris d'animal adulte étaient restés collés aux gemmules. La macération dans l'alcool iodé ou l'eau iodée ne produit aucun changement de teinte. Il arrive assez fréquemment que les gemmules ont une couleur différente de celle de l'animal ; elle est dans ce

cas plus voisine des tons brique, l'éponge adulte étant surtout teintée d'orangé. L'albinisme partiel que l'on voit parfois chez l'animal m'a paru n'exister jamais chez les gemmules.

De même lorsque Suberites est coloré en bleu violacé ou en brun, les gemmules conservent quand même leur pigment habituel. La variation dans le chimisme cellulaire qui arrive à modifier la teinte du pigment semble ne pas avoir de répercussion dans les cellules destinées à assurer la continuité de l'individu. Il doit suffire de bien faibles modifications chimiques pour changer la teinte d'un lipochrome, mais encore doit-il falloir des modifications chimiques. Par sa situation profonde, par le ralentissement de la nutrition qui la caractérise nécessairement, par son rôle, la gemmule paraît échapper dans une large mesure aux influences qui produisent ces modifications.

Le pigment (extrait chloroformique) de *Tethya lyncurium* est jaune orangé. Il se colore en bleu par l'acide sulfurique, sous l'influence de l'acide azotique il devient bleu, puis immédiatement vert, enfin il vire à un brun verdâtre insignifiant. L'acide chlorhydrique ne l'altère pas à froid, à chaud il le détruit lentement sans apparition de couleur digne d'être notée ; l'eau iodée le verdit.

Bubaris vermiculata colore le sulfure de carbone en un rouge assez voisin des tons carminés, la teinture chloroformique est plus rose qu'avec *S. domuncula*, l'extrait alcoolique est identique avec celui de cette dernière espèce. L'acide sulfurique colore l'extrait chloroformique en un rouge violet qui vire ensuite au bleu. L'acide chlorhydrique ne l'attaque pas, l'acide azotique le décolore immédiatement. La potasse alcoolique décolore à froid la teinture chloroformique de *Bubaris*. Il s'agit d'un de ces lipochromes auxquels je faisais allusion plus haut, qui sont de la zoonérythrine (au sens de Mérejkowsky) sans mériter cependant parfaitement ce nom. Il est bien certain que le pigment de *Bubaris* et celui de *Suberites* sont extrêmement voisins au point de vue de leur composition chimique, mais ils ne paraissent pas être vraiment identiques.

Cliona vastifica possède un pigment que Topsent [00] assimile à la zoonérythrine. Dans un seul essai que j'ai fait l'acide sulfurique et l'acide chlorhydrique, concentrés ou dilués, n'ont pas altéré le pigment, l'acide azotique l'a immédiatement décoloré, l'eau iodée l'a simplement bruni. Ici la différence serait beaucoup plus sensible.

Reniera simulans abandonne à l'alcool-éther ou à l'éther un pigment jaune légèrement verdâtre qui verdit par l'acide sulfurique, l'acide chlorhydrique, l'acide azotique, la soude alcoolique, qui verdit faiblement par l'action d'une solution éthérée d'iode. L'extrait éthéré de cette espèce, évaporé à siccité avec de la soude alcoolique puis repris à l'eau bouillante, fournit une solution qui abandonne à l'éther un mélange de colorants. Ceux-ci se déposent plus ou moins vite pendant l'évaporation de l'éther, grimpent plus ou moins le long de la capsule dans laquelle se fait l'évaporation : vers la partie supérieure s'accumule par places un pigment orangé qui par sa couleur rappelle absolument celui de *Suberites*. En mélangeant ces divers lipochromes on obtient un extrait jaune verdâtre qui brunit simplement quand on l'additionne d'acide sulfurique, d'acide azotique ou d'acide chlorhydrique concentrés.

RAPPORTS DES LIPOCHROMES AVEC LA CHOLESTÉRINE.

Krukenberg [80 *b*] avait fait une observation du plus haut intérêt : il avait remarqué que, lors de sa décoloration, l'extrait éthéré de *S. domuncula* se transforme en une masse cireuse dont les solutions chloroformiques ont les réactions de la cholestérine ; l'auteur rapprocherait plutôt cette substance de l'isocholestérine de Schulze. Ces remarques n'ont pas été appréciées comme elles y avaient droit : on a vu plus haut que Newbigin cite les expériences de Ehring au sujet des rapports entre la carottine et la cholestérine, sans rappeler celles de Krukenberg (1). Aussi la question m'a paru mériter d'être reprise et d'être examinée avec soin.

La décoloration de l'extrait éthéré de *S. domuncula* se produit, ainsi que l'a démontré Krukenberg, sous l'influence de la lumière ou des oxydants (essence de térébenthine insolée) et la disparition de la substance orangée s'accompagne de la formation de cristaux groupés en épis ou en aiguilles. J'ai voulu m'assurer si le fait est exact, et mes résultats concordent absolument avec ceux de l'auteur allemand.

(1) A. Hansen [89] a obtenu dans le traitement de la chlorophylle par les alcalis un pigment jaune, cristallisant en cristaux jaune orangé, identique sans doute avec l'érythrophylle de Bougarel, et qui se change à la lumière en cristaux incolores fournissant avec l'acide sulfurique la réaction de la cholestérine.

En évaporant rapidement une teinture chloroformique ou éthérée de Suberites on obtient un extrait orangé d'aspect butyreux, à peu près amorphe, renfermant parfois cependant un petit piqueté. Vient-on à laisser à l'air un temps suffisant et à examiner ensuite le produit obtenu, on voit qu'il s'est formé une cristallisation en aiguilles, un peu confuse encore, les cristaux étant comme empâtés par une substance amorphe blanchâtre. Les aiguilles sont groupées en sphéro-

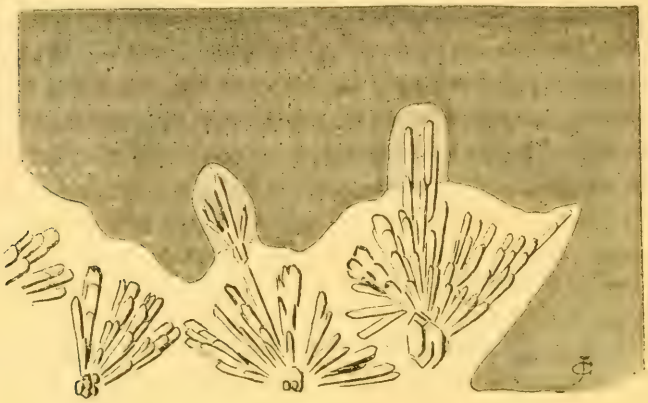


Fig. 5

cristaux, la cristallisation ayant évidemment divergé autour d'un point central. Celle-ci gagne graduellement et paraît ronger à mesure le dépôt pigmentaire, ainsi qu'on le voit dans la fig. 5. Le résultat est plus net encore si, après avoir dissous le produit altéré dans du chloroforme ou de l'éther, on laisse l'évaporation se faire spontanément. A la place de la matière butyreuse colorée du début on n'obtient plus que des aiguilles incolores bien formées. La lumière a une influence accélératrice manifeste sur la destruction du lipochrome ; en le maintenant à l'obscurité, l'extrait chloroformique de Suberites garde bien plus longtemps sa coloration.

La réaction de Salkowsky, déjà employée par Krukenberg dans les recherches que j'ai rappelées plus haut, fournit des résultats des plus intéressants. On sait que pour caractériser la cholestérine à l'aide de cette réaction il suffit de verser de l'acide sulfurique concentré dans une solution chloroformique de cholestérine : celle-ci se colore en rouge, puis en pourpre tandis que l'acide prend lui-même une teinte rouge, avec une fluorescence verte très intense.

En appliquant cette réaction à une teinture chloroformique récente de Suberites on a un bleuissement très intense de la couche chloroformique, tandis que l'acide devient fortement vert, d'un vert tirant assez sur le bleu, sans la moindre fluorescence, même en plein soleil. Laisse-t-on le mélange au repos pendant cinq à six heures, on trouve après ce temps écoulé que le chloroforme est à peine coloré en jaune rougeâtre, tandis que l'acide a pris des tons allant du jaune au rouge pourpre, suivant la quantité de matière mise en expérience, avec une belle fluorescence. Il semble que le contact prolongé de l'acide sulfurique ait détruit une combinaison préexistante et mis en liberté de la cholestérine ou un corps de cette série. Ce dédoublement serait même instantané à chaud ; il suffit en effet de porter à la température d'ébullition du chloroforme le mélange, aussitôt qu'il vient d'être fait, pour voir disparaître immédiatement la couleur bleue du chloroforme et verte de l'acide sulfurique et les voir remplacer par les colorations de la réaction de Salkowsky (1).

Dans le début de l'attaque par l'acide sulfurique froid le lipochrome n'a été encore que faiblement altéré : en décantant la couche chloroformique bleue et en l'additionnant d'une goutte de lessive de potasse, la teinte bleue disparaît et devient très légèrement jaune. L'acide sulfurique ajouté à nouveau ne modifie pas cette couleur ; il faut chauffer pour voir l'acide se colorer en rose et devenir fluorescent. Le lipochrome semble avoir disparu sous l'action de la potasse, tandis que la cholestérine n'a pas encore été mise en liberté.

Une teinture chroroformique récente de *S. domuncula* a été divisée en deux parties égales ; une d'elles a été conservée en tube clos, à l'obscurité, l'autre a été laissée à la lumière et à l'air libre. Après décoloration, du chloroforme a été versé dans le tube insolé de manière à rétablir le volume initial, et quantité égale d'acide sulfurique a été ajoutée dans les deux tubes. Dans la teinture normale le chloroforme se colore en bleu et l'acide en vert, dans le tube insolé le chloroforme se colore faiblement en rouge et l'acide en rouge, puis en brun avec fluorescence verte.

La décoloration du lipochrome peut être obtenue plus rapidement, par exemple en maintenant sur une platine chauffante de l'extrait

(1) Mérejkowsky [83] nous dit que l'extrait de *Gorgonia verrucosa*, décoloré par l'action de la lumière ou de la térébenthine, ne se colore plus en bleu mais en brun sous l'action de l'acide sulfurique.

chloroformique de *Suberites*. Le résidu blanc, redissous dans le chloroforme et additionné à froid d'acide sulfurique, communique à celui-ci une coloration jaunâtre, avec faible fluorescence verte qui augmente fortement à chaud. En recommençant cette expérience et en dissolvant dans du chloroforme le résidu incolore, j'ai pu obtenir quelques aiguilles de cholestérine en évaporant la solution.

Des fragments de *Suberites*, desséchés longuement à l'étuve à 100° et débarrassés en apparence de leur lipochrome, ont été mis à macérer dans de l'éther de pétrole qui s'est coloré en jaune faible. Ce dissolvant a été évaporé ; sur le résidu, repris par du chloroforme, la réaction de Salkowsky s'est manifestée avec la plus grande intensité.

En évaporant à siccité, avec précaution, un mélange de teinture chloroformique de *Suberites* et d'alcool à 70° iodé, la décoloration est très rapide. Le résidu est alors dissous dans du chloroforme et additionné d'acide. Le chloroforme est coloré en violet par l'iode, l'acide est jaune avec fluorescence verte.

L'eau de chlore décolore presque instantanément la même teinture ; en enlevant avec du papier buvard l'excès d'eau de chlore et en ajoutant de l'acide sulfurique, on obtient à froid la réaction caractéristique. Il en est de même quand on opère sur de la teinture qui a bouilli avec de l'eau de chlore.

L'eau de brome décolore immédiatement la teinture chloroformique (deux gouttes d'eau pour 2^{cc} de teinture) ; par l'addition ultérieure d'acide sulfurique l'acide se colore en bleu vert, puis rapidement en brun avec fluorescence. Si la teinture a bouilli avec un excès d'eau de brome la réaction de Salkowsky ne se produit plus ; d'ailleurs l'ébullition avec de l'eau de brome décolore la réaction de Salkowsky quand celle-ci a déjà été obtenue.

L'eau de Labarraque se comporte entièrement comme l'eau de chlore.

L'eau oxygénée est sans action sur la même teinture de *Suberites*, qu'on l'emploie pure et par conséquent difficilement miscible au chloroforme, ou qu'on l'additionne préalablement d'éther. On peut faire bouillir un mélange de teinture, d'eau oxygénée et d'éther sans produire autre chose qu'un affaiblissement très léger de la couleur du mélange. Vient-on à ajouter de l'acide sulfurique, il se produit une vive effervescence avec élévation de température, le chloroforme prend une teinte bleue qui disparaît aussitôt et le

mélange devient absolument incolore. Après une vingtaine d'heures de contact il n'y a pas eu de changement ; en chauffant l'acide prend une teinte jaune brun avec fluorescence verte.

Ainsi qu'on le voit, le lipochrome semble donner naissance à de la cholestérine quand il se détruit, ainsi que l'indique KRUKENBERG. On pourrait faire à toutes ces expériences, il est vrai, l'objection que la substance pigmentaire, tant qu'elle est intacte, aurait la propriété de masquer les réactions de la cholestérine ou de les empêcher de se produire, que celles-ci se manifesteraient seulement après destruction du lipochrome. La réaction qui se produit en présence de l'eau oxygénée ne permet pas d'accepter cette hypothèse, dont la fausseté est d'ailleurs facile à démontrer. Il suffit d'ajouter une trace de cholestérine cristallisée à une teinture chloroformique de *Suberites :* l'addition ultérieure d'acide sulfurique colore encore en bleu la couche chloroformique, il prend lui-même une teinte verte plus ou moins bleue (vert brun s'il y a davantage de cholestérine) avec fluorescence verte. La réaction de la cholestérine se superpose à celle du lipochrome, sans que l'une gêne l'autre. On est bien en droit de conclure que si la réaction de la cholestérine ne se manifeste que dans certaines conditions avec les extraits de *Suberites*, c'est parce que cette substance n'y apparaît que dans certaines conditions.

Nous avons vu que divers agents d'oxydation (lumière, chaleur, essence de térébenthine insolée, iode, chlore, liqueur de Labarraque, brome) déterminent l'apparition de corps ayant les réactions de la cholestérine ; le chauffage avec l'acide sulfurique concentré conduit au même résultat. Il n'en est pas de même en chauffant le pigment avec de l'eau ou des acides dilués. En faisant bouillir avec de l'acide sulfurique au cinquième la teinture chloroformique de *Suberites* jusqu'à ce que tout le chloroforme soit évaporé, le résidu garde sa couleur orangé normale ; en ajoutant alors de l'acide sulfurique jusqu'à ce que sa concentration soit de 1/2 environ, il se fait une faible coloration bleue qui disparaît à chaud avec formation d'une fluorescence verte extrêmement faible. L'ébullition de la teinture avec de l'eau jusqu'à ce que tout le chloroforme soit évaporé n'altère ni la couleur, ni les réactions du pigment.

1 cc. de teinture de *Suberites* est additionné de quatre gouttes d'acide azotique quadrihydraté : couleur verte passant rapidement au jaune. Cette dernière teinte n'est plus altérée à la température d'ébullition du chloroforme. L'addition d'acide sulfurique décolore

le chloroforme qui passe sa couleur jaune à l'acide ; cette teinte ne se modifie pas à chaud, pas de fluorescence. Si la proportion d'acide azotique a été moindre et le contact peu prolongé, l'acide sulfurique peut remplacer la couleur jaune du mélange par les teintes de la réaction de Salkowsky.

En remplacant dans l'expérience précédente l'acide azotique par la même quantité d'acide chlorhydrique ou par de l'alcool absolu chlorhydrique, ou par de l'acide acétique et en faisant bouillir, le lipochrome reste inaltéré. Par l'addition ultérieure d'acide sulfurique le pigment qui a subi l'action de l'acide acétique prend une teinte plus bleue qu'à l'ordinaire.

En évaporant presque à siccité en présence de potasse alcoolique la teinture chloroformique de la même espèce et en reprenant par du chloroforme le résidu jaune, le dissolvant se colore également en jaune. Cette liqueur filtrée est additionnée d'acide sulfurique, le chloroforme se colore faiblement en bleu, l'acide en vert passant rapidement au vert brun, puis après 2-3 min. au brun verdâtre avec fluorescence verte, enfin au jaune rougeâtre.

La teinture chloroformique de *Tethya lyncurium* est d'un beau jaune d'or, évaporée elle abandonne un lipochrome jaune orangé entremêlé d'aiguilles de cholestérine. En ajoutant de l'acide sulfurique à la teinture, le chloroforme se colore en vert, puis en vert brun, tandis que l'acide se colore immédiatement en brun avec forte fluorescence verte. Cette réaction semble indiquer qu'il existe à la fois chez l'éponge vivante de la cholestérine et un lipochrome.

Le pigment orangé que j'ai pu extraire de *R. simulans* se comporte comme celui de *S. domuncula*, avec cette différence toutefois qu'il présente une résistance beaucoup plus grande à la décoloration spontanée. Des expériences antérieures m'ayant appris que la cholestérine est beaucoup plus soluble dans l'éther que le pigment, j'ai lavé avec ce dissolvant, à trois reprises successives, une certaine quantité du pigment qui restait collé contre le fond et les parois d'une capsule. Le résidu, débarrassé de l'éther par évaporation, a été dissous dans du chloroforme puis additionné d'acide sulfurique. Celui-ci a pris une teinte brun rouge foncé, qui à chaud est devenue plus rubis avec fluorescence verte.

Bubaris vermiculata possède un lipochrome qui a de grandes analogies avec celui de *S. domuncula*, sans être cependant iden-

tique avec lui. La teinture chloroformique de cette espèce, additionnée d'acide sulfurique, se colore en rouge violet, puis en bleuâtre à peine visible et fugace, tandis que l'acide est à peine teinté de jaune. En chauffant, cette couleur jaune augmente d'intensité et la fluorescence apparaît.

Cette teinture chloroformique présente une sensibilité très grande à l'égard de la potasse alcoolique qui la décolore, même à froid. En évaporant le mélange presque à siccité et reprenant par le chloroforme, puis en ajoutant de l'acide sulfurique, l'acide se colore en jaune rougeâtre ; la fluorescence verte est très lente à apparaitre.

L'acide azotique décolore cette même teinture à froid et à chaud ; si le contact a duré plus de quelques minutes la substance qui nous intéresse a été détruite, l'acide sulfurique n'agit plus.

L'addition d'acide chlorhydrique (deux gouttes pour 1^{cc} de teinture) fait apparaître, comme celle d'acide azotique, un louche blanchâtre qui ne s'accompagne cette fois d'aucun changement de coloration. Après ébullition et refroidissement, puis addition d'acide sulfurique, on peut remarquer après 48 heures une coloration rose faible de l'acide, avec fluorescence très faible qui augmente notablement par le chauffage. L'acide acétique agit absolument comme l'acide chlorhydrique, à part la production du louche blanchâtre qui n'apparaît pas ici ; c'est dire que l'acide ne manifeste pas la moindre action.

La teinture alcoolique de *Bubaris* a une teinte d'un bel orangé, à peu près identique avec celle des mêmes teintures de *S. domuncula*. En faisant évaporer cette teinture à l'étuve à 45°, le résidu a une couleur faiblement jaunâtre. Par addition d'acide sulfurique la partie supérieure est à peine rougeâtre, l'acide est jaune brun foncé et acquiert graduellement une fluorescence très marquée.

Voici, en résumé, comment on peut grouper et interpréter les résultats énumérés plus haut. La réaction de la cholestérine ne se manifeste (*Tethya* exceptée) que lorsque le pigment a été altéré. Il faut donc ou que les lipochromes étudiés possèdent un noyau de cholestérine ou se transforment en cholestérine, ou bien qu'un dérivé de la cholestérine accompagne le lipochrome et se détruise en même temps que lui. Cette dernière hypothèse est difficilement acceptable. Remarquons en effet que, sauf le cas de l'acide azotique et de l'eau de brome, qui détruisent parfois et pigment et cholesté-

rine, le lipochrome semble donner naissance à de la cholestérine toutes les fois qu'il se détruit, quel que soit l'agent que l'on emploie dans ce but, même quand on laisse la décoloration se faire spontanément à l'air libre.

L'apparition graduelle de cristaux qui se fait dans ce dernier cas ne peut pas être expliquée par un phénomène de concentration moléculaire qui se produirait lentement aux dépens d'un corps préexistant. J'ai renfermé dans un tube de verre, scellé et plein d'une atmosphère d'acide carbonique, un extrait chloroformique de *S. domuncula*. Le tube a été placé au grand soleil, en dehors du laboratoire. Il y a actuellement un mois et demi que le pigment est insolé et il ne s'est pas encore décoloré. Il a pris par endroits une apparence spumeuse, granuleuse, quelques angles de cristaux commencent à se montrer. Je crois que l'on peut faire intervenir ici des phénomènes de concentration moléculaire, se produisant sur les particules de cholestérine qui avaient dû prendre naissance au moment de la préparation de l'extrait.

Quel peut être le rapport entre la cholestérine et les lipochromes ? Il est très possible que ces derniers soient des éthers de la cholestérine ; il ne faut pas oublier toutefois que le pigment de *Suberites* montre, même à la température d'ébullition, une certaine résistance à l'acide sulfurique dilué, aux acides chlorhydrique et acétique et à la potasse alcoolique. Mais il existe à ce point de vue des différences qu'il est utile de souligner, car elles indiquent bien que les lipochromes ne sont pas identiques entre eux. Le lipochrome de *Bubaris* est extrêmement sensible à l'action de la potasse alcoolique, celui de *Suberites* est plus résistant, celui de *R. simulans* bien plus résistant encore. Il en est de même pour la décoloration spontanée des pigments. J'ai dans une capsule, depuis plusieurs mois, des traces de pigment de *R. simulans* qui ne sont pas encore décolorées. Mérejkowsky signale que le lipochrome de *Gorgonia verrucosa* s'altère avec la plus grande rapidité.

L'action de l'eau oxygénée, qui décolore le pigment en présence d'acide sulfurique, sans mettre de la cholestérine en liberté mais en permettant à l'acide chauffé de donner encore les réactions de la cholestérine, semble indiquer qu'il y a dans le lipochrome un chromogène allié à la cholestérine et un auxochrome qui est, lui, touché par les oxydants. Le chromogène ne serait pas encore de la cholestérine, car après l'action de l'eau oxygénée qui a détruit

l'auxochrome la réaction de la cholestérine ne se produit pas : pour la voir apparaître il faut chauffer, comme avec le pigment. Certains agents semblent attaquer avec plus d'intensité les lipochromes étudiés. C'est ainsi que l'action de la lumière en présence d'oxygène, le chauffage à l'air et surtout le chauffage avec l'iode donnent des produits qui fournissent immédiatement la réaction de Salkowsky. Il y aurait à la fois attaque de l'auxochrome et du chromogène, avec mise en liberté du noyau de cholestérine. Avec l'acide sulfurique à chaud, je l'ai répété bien souvent, l'attaque est instantanée. Il n'y a pas lieu d'admettre que l'oxygène agit en brûlant le lipochrome de manière à isoler son noyau de cholestérine. Il suffirait par exemple que l'éther cholestérique — en admettant que les lipochromes aient cette composition — possédât des acides facilement oxydables et donnant naissance à de nouveaux produits peu aptes à éthérifier la cholestérine. L'oxydation s'accompagnerait fatalement d'une dissociation du composé.

Arnaud est arrivé à des conclusions bien différentes en ce qui concerne le pigment des carottes, que l'on a cité souvent comme étant le type des lipochromes. Il a fait cristalliser ce produit, qui est un carbure d'hydrogène. J'ai essayé plusieurs fois d'employer sur des *Suberites* la méthode d'extraction qu'Arnaud a utilisée pour sa carottine, je ne suis pas arrivé à des résultats comparables aux siens ; le pigment est resté dissous dans le mélange de sulfure de carbone et d'alcool absolu. Et cependant le carotène présente de bien grandes analogies avec le lipochrome de *Suberites :* mêmes dissolvants, même sensibilité à l'égard des oxydants, même couleur carmin donnée au sulfure de carbone, même couleur bleue prise sous l'action de l'acide sulfurique. Le carotène existerait-il dans la molécule des lipochromes à titre de corps constituant ou sous forme de noyau d'un des constituants ? Je ne puis rien dire à ce sujet, puisque je n'ai pu isoler la cholestérine qu'en détruisant le lipochrome.

J'ai employé partout, dans les pages qui précèdent, l'expression de cholestérine dans le sens le plus large ; il faut lire partout : *une* cholestérine. Il n'y aurait rien d'étonnant à ce que l'on eût simplement affaire à un isomère ou à un homologue de la cholestérine que l'on rencontre dans la bile de l'homme. En effet la réaction de Salkowsky ne donne pas des teintes identiques avec les pigments des éponges que j'ai étudiées et avec la cholestérine des Mammifères. Avec celle-ci le chloroforme est fortement coloré ; avec les

pigments des éponges on a seulement une coloration extrêmement faible du chloroforme, qui semble être souvent un reflet de la couleur de l'acide sulfurique. Celui-ci ne prend pas, avec les lipochromes, la teinte rouge pourpre qu'a signalée SALKOWSKY ; il reste dans les tons roses ou bruns, suivant la concentration.

J'ai obtenu seulement une coloration rouge pourpre en faisant la réaction de SCHIFF, à l'acide chlorhydrique et au perchlorure de fer, sur les cristaux provenant de la décoloration à la lumière du lipochrome de *S. domuncula*.

Je citerai aussi, comme différence entre le produit des lipochromes et la cholestérine humaine, la tendance beaucoup plus grande du premier à cristalliser en longues aiguilles. La cholestérine humaine cristallise plutôt en lamelles, au moins quand on évapore ses solutions chloroformiques. Avec les éponges j'ai eu rarement des lamelles à proprement parler ; la disposition normale est plutôt en aiguilles, groupées souvent en sphéro-cristaux. Par l'évaporation des solutions éthérées j'ai obtenu parfois de minces aiguilles qui avaient bien 1$^{cm.}$ de longueur.

LOCALISATION DU PIGMENT.

La localisation du pigment chez les éponges est très variable. D'une façon générale le maximum de coloration se trouve à l'extérieur, mais cette règle est loin d'être constante. Chez *S. domuncula*, que j'ai assez longuement étudié à ce point de vue, la répartition du pigment est assez remarquable : il y a un maximum de pigmentation au niveau de la surface extérieure, puis affaiblissement graduel de la teinte orange à mesure que l'on examine des couches plus profondes. Au niveau du canal spiral, constituant la paroi de celui-ci, est une nouvelle zone pigmentée étroite, nettement délimitée vers l'intérieur et moins chargée en couleur que la partie extérieure. Autour des principaux canaux exhalants se trouve généralement une zone pigmentée identique à celle qui borde le canal spiral. Lorsque le pourtour de l'oscule est blanc, chez certains *Suberites* bruns, les canaux exhalants sont également bordés de blanc, alors que le canal spiral possède une enveloppe brune. Les gemmules constituent une nouvelle région fortement pigmentée.

CARTER [70] pour les *Silicea* et HÆCKEL pour les *Calcaria* admettent que le pigment est presque uniquement contenu dans l'in-

térieur des cellules flagellées, dans l'endoplasma de celles-ci. Cette proposition est exagérée. On trouve chez les éponges calcaires, peu pigmentées d'ailleurs en général, une forte réduction de leur mésoderme compensée par l'excès de développement des choanocytes, et il en résulte que ceux-ci son investis d'une importance très grande chez les individus et qu'ils sont chargés de rôles très complexes. Il n'est donc pas étonnant que chez les *Calcaria* les choanocytes renferment une grande quantité de pigment. Il faut se garder de croire cependant que les cellules mésogléiques ne sont pas pigmentées, elles aussi.

Chez les *Incalcaria* c'est au contraire dans la mésoglée que se fait l'accumulation du pigment ; chez certaines espèces très colorées, comme *S. domuncula*, les cellules mésogléiques sont parfois littéralement bourrées de granulations rouge orangé de toutes dimensions et de toutes les formes. Bien que, lorsque nous avons affaire à des lipochromes, la forme sphérique des globules qui les constituent semble devoir être la règle, il y a de très nombreuses exceptions et on peut dire qu'il n'existe aucune forme fixe. Il y a certainement identité absolue entre les amibocytes pigmentés des éponges, les *chromatocytes*, et ceux analogues que l'on rencontre chez d'autres animaux, tels que les amibocytes à *échinochrome* des Echinides. Comme ces derniers les amibocytes pigmentés des Spongiaires ne possèdent en général que des pseudopodes lobés ; cette règle n'a toutefois rien d'absolu. Si elle est vraie pour les cellules bourrées de pigment, dont les propriétés de motilité et l'activité physiologique semblent être fortement atténuées par les sphérules de pigment qui encombrent leur masse, il en est tout autrement pour les cellules qui sont encore pauvres en pigment. Autour de celles-ci on distingue tout aussi bien des pseudopodes filiformes que des pseudopodes lobés, ce qui indique de grandes facultés de déplacement et vraisemblablement une activité bien plus grande. L'existence de ces dernières cellules indique nettement que les cellules pigmentées dérivent chez les éponges des phagocytes ordinaires, graduellement spécialisés dans une fonction nouvelle.

Topsent et d'autres auteurs signalent que chez les *Reniera* et quelques espèces voisines le kératode d'union des spicules peut être aussi coloré. Chez *R. simulans* le fait se produit très fréquemment. On reconnaît à l'aspect extérieur les éponges qui présentent cette altération : elles possèdent par places une coloration jaune. Sur une

coupe ou une dissociation on voit que cette couleur est due à un pigment à allure de lipochrome renfermé, sous forme de sphérules de diamètre réduit, dans l'épaisseur du kératode. Aux endroits atteints le kératode a perdu son aspect hyalin, est devenu granuleux et a augmenté irrégulièrement de volume. Il s'agit d'une dégénérescence spéciale.

Topsent [87] signale, d'après O. Schmidt, que les spicules de *Cliona Johnstoni* sont colorés en violet.

RÔLE DES PIGMENTS CHEZ LES ÉPONGES.

Essayer de résoudre cette question pour les éponges, c'est vouloir chercher à élucider un point des plus obscurs de la biologie générale. Sans vouloir apporter de solution à cette question toujours ouverte, je vais cependant comparer nos connaissances sur les pigments des éponges aux théories qui ont cours au sujet des pigments des autres animaux.

Un mot d'abord au sujet de la classification des pigments.

Poulton [90] qui ne s'est occupé que des animaux, des insectes surtout, classe ainsi leurs colorations.

I. Non-significant Colours.

II. Significant Colours.

1. Colours of Direct Physiological Value.
2. Protective and Aggressive Resemblance.
3. Protective and Aggressive Mimicry.
4. Warning Colours.
5. Colours displayed in Courtship.

Cette classification est réellement insuffisante et prête à de nombreuses critiques. Newbigin [98], qui traite la question à un point de vue plus général, donne la classification suivante :

Native Pigments:
1. Pigments of direct physiological importance, as in respiration, etc.
2. Derivatives of such pigments.
3. Waste products or modifications of such.
4. Reserve products or pigments associated with reserves.

5. Introduced pigments.

Un fait frappe tout d'abord dans la classification de NEWBIGIN, c'est que l'auteur range dans son premier groupe des substances aussi différentes, au point de vue physiologique, que le sont la chlorophylle et l'hémoglobine. C'est là bien certainement une erreur ; elle dérive tout naturellement de la conception ordinaire du pigment qui, à tout prendre, est un non-sens scientifique. Vouloir classer les substances que l'on rencontre chez les êtres vivants par leur couleur, par une sensation spéciale de notre rétine, c'est vouloir adopter un criterium extrêmement artificiel. Autant vaudrait grouper ces substances d'après leurs poids spécifiques.

Que dirions-nous d'un chimiste qui séparerait les corps qu'il étudie en produits incolores et en produits colorés ? Nous en sommes cependant à ce point. *On devrait réserver le nom de pigment aux seules substances pour lesquelles leur couleur est réellement une propriété physiologique fondamentale.*

L'hémoglobine n'est pas un pigment, c'est simplement une substance colorée ; elle est rouge, il est vrai, mais ce n'est pas par sa couleur qu'elle nous intéresse, c'est par sa constitution chimique, c'est par son rôle dans la respiration. Elle serait incolore que la vie normale des animaux ne serait pas changée : je ne puis pas la considérer comme un pigment.

Et cependant elle joue parfois le rôle d'un pigment ; par le coloris qu'elle donne aux lèvres, aux pommettes, etc. dans l'espèce humaine elle fournit une arme appréciable dans la lutte sexuelle. Dans ce cas, dans d'autres encore que l'on pourrait rapprocher de celui-ci, elle devient réellement un pigment, elle acquiert la *fonction pigment.*

Au contraire la chlorophylle me paraît être un pigment parfaitement caractérisé, car sa couleur verte a une très grande importance : elle nous fait connaître quelles sont les radiations lumineuses absorbées par ce transformateur d'énergie, et si nous arrivons par la pensée à changer cette couleur, nous changerons en même temps dans des proportions sensibles les manifestations vitales et les formes des végétaux à chlorophylle. Mais lorsque cette même chlorophylle aura imprégné certains organes d'un insecte, je ne songerai guère à voir dans cette substance un pigment à proprement parler : ce sera simplement un résidu alimentaire, la chlorophylle aura perdu la fonction pigment.

Il me semble qu'à la notion du pigment, qui est bien souvent envisagée seule, on devrait substituer toujours la notion de la fonction pigment. On pourrait dire qu'il n'existe pas de pigment, mais une foule de substances peuvent devenir des pigments : cela dépend de nombreuses conditions contingentes, qui leur sont étrangères en quelque sorte. Que la tête du coq s'orne d'une crête richement vascularisée : voilà l'hémoglobine devenue une substance pigmentaire.

Aussi me paraît-il bien difficile de classer convenablement les pigments. Je ne puis pas accepter la classification de Newbigin, dont un des défauts est de réunir dans un même groupe des substances à rôles physiologiques essentiellement différents. Il est impossible d'autre part de grouper les pigments d'après leur composition ou leurs affinités chimiques : nos connaissances sur ce point sont à peine ébauchées. Viendrions-nous à bout de les compléter suffisamment, nous ne pourrions pas quand même utiliser au point de vue qui nous occupe les renseignements qu'elles nous donneraient. Le jour où on connaîtra parfaitement la composition des lipochromes, pourrons-nous mettre dans le même groupe le lipochrome des gemmules de *Suberites* et ceux des plumes de certains oiseaux ? La composition chimique de ces substances doit être extrêmement voisine, mais dans le premier cas la couleur du lipochrome ne semble nous intéresser que pour la détermination des espèces, dans le deuxième elle possède une importance réelle, surtout à l'époque des livrées nuptiales.

Aussi puisque la fonction pigment est une fonction physiologique, qui n'est pas étroitement asservie à la nature chimique des corps qui la possèdent, je crois que c'est au point de vue physiologique seul que doit être tentée une classification des pigments.

Il y a d'abord une grande coupure à faire ; il faut, à l'exemple de Poulton, séparer en deux grandes classes les pigments, au sens usuel du mot : les pigments proprement dits ou pigments essentiels, et les pseudo-pigments qui ne sont au total que des substances colorées, bien qu'ils puissent avoir les mêmes couleurs que les pigments essentiels et qu'ils puissent à l'occasion devenir des pigments essentiels. Dans cette dernière classe il n'y a pas de divisions à poser ; indiquons seulement que l'on rangera habituellement dans cette classe des composés comme l'hémoglobine, l'hémocyanine, les pigments biliaires et bien souvent les lipochromes.

Dans la première classe il est possible d'établir plusieurs subdivisions :

1° Les pigments qui utilisent les radiations lumineuses, chlorophylle, etc. On pourrait les appeler pigments *photolabes* (λαμβανω, je prends, j'absorbe) ;

2° Les pigments pigmentaires dont l'importance est très grande en tant que pigments, en tant que substances impressionnant la rétine de l'homme et des animaux. Les pigments des oiseaux, des ailes des papillons en sont le plus bel exemple ; ils sont généralement en rapport étroit avec les fonctions génitales ;

3° Ce groupe pourrait bien être relié au précédent dont il n'est, à vrai dire, qu'une subdivision. Ce sont les pigments de défense : ils embrassent aussi bien certaines mélanines, comme le noir de la Seiche, que les pigments des animaux soumis au mimétisme. Les matières colorantes deviennent dans ce cas de véritables organes de défense;

4° Les pigments-écrans. C'est dans ce groupe qu'il y a lieu de ranger certaines pigmentations, comme celle dont Camichel et Mandoul ont fait l'étude et dont le rôle physiologique paraît être de protéger les tissus profonds contre les radiations solaires. Les groupes 3 et 4 constituent à proprement parler les couleurs protectrices de certains auteurs. Il est possible que ce quatrième groupe lui-même doive disparaître de la liste des pigments essentiels : si les corps qui le composent agissent seulement par leur opacité, en arrêtant les radiations solaires par un phénomène purement mécanique, je ne crois pas qu'il y ait lieu de leur conserver le nom de pigment.

I. Pseudo-pigments ;

II. Pigments essentiels ou pigments proprement dits :

1° Pigments photolabes ;
2° Pigments pigmentaires ;
3° Pigments de défense ;
4° (?) Pigments-écrans.

Avec cette classification les familles chimiques sont absolument démembrées : les lipochromes par exemple seront rangés tantôt

parmi les pseudo-pigments, tantôt parmi les divers groupes de pigments essentiels. Mais, je le répète, une classification des pigments ne peut pas reposer sur des bases chimiques.

Je n'ai pas eu la prétention de grouper dans ce tableau toutes les fonctions des pigments ; mon intention a été simplement de tracer un cadre provisoire qu'il y aura lieu de compléter lorsque d'autres propriétés des pigments auront été scientifiquement démontrées.

Ces bases ainsi posées, comment pouvons-nous comprendre les pigments des Spongiaires ? L'apparition de certains d'entre eux me paraît être sous l'influence directe de la lumière. Le fait semble particulièrement net pour *Chondrosia reniformis*, où un pigment violet noir se dépose à la partie supérieure, ainsi que Nardo l'avait déjà constaté, sous forme de marbrures qui deviennent ensuite cohérentes et constituent une véritable nappe pigmentée ; la partie inférieure reste plus claire. D'autres espèces, comme *Tethya lyncurium*, semblent avoir leur pigment également réparti sur toute leur surface. Chez les *Renièridées*, chez un certain nombre d'espèces indéterminées que je n'ai pas étudiées dans ce travail, il ne m'a pas paru possible de reconnaître par la coloration un côté éclairé et un côté dans l'ombre. Aussi je ne crois pas que dans l'ensemble les pigments des éponges rentrent dans le groupe des pigments-écrans. Il y a une exception à faire peut-être pour des types spéciaux comme *Chondrosia reniformis*. Nous avons affaire ici à un pigment noirâtre, à une sorte de mélanine qu'il serait possible d'assimiler à la tyrosine oxydée. Le produit qui colore l'éponge joue peut-être plutôt un rôle mécanique qu'un rôle chimique à proprement parler, et je ne serais pas étonné qu'on eût à le classer parmi les pigments-écrans.

Faut-il penser aux pigments photolabes ? La question est réellement difficile à résoudre en l'absence de toute expérimentation directe. Remarquons que chez *Tethya lyncurium* la partie centrale est d'une couleur plus foncée que le cortex. Chez *Cliona celata*, *Cl. viridis* massives les lipochromes se rencontrent en abondance dans les couches les plus profondes. Chez *S. domuncula* on trouve une bande pigmentée autour du canal spiral, autour des canaux exhalants les plus volumineux et les gemmules sont extrêmement pigmentées. Chez *Cliona vastifica* les gemmules sont beaucoup plus colorées que le reste de l'animal. Chez un grand nombre d'éponges cependant, il faut bien le reconnaître, le maximum de

pigmentation se trouve au contact de la lumière, à la surface de l'animal.

Il ne m'est pas possible, en présence de toutes ces contradictions apparentes, de voir dans les pigments des éponges des corps qui utilisent les radiations lumineuses. KRUKENBERG a étudié avec beaucoup de soin les bandes d'absorption des produits colorés qu'il avait extraits des éponges, mais ces résultats n'ont qu'un intérêt très relatif : les pigments biliaires ont, eux aussi, leurs bandes d'absorption.

On ne peut pas songer non plus à attribuer aux pigments des Spongiaires le rôle d'organes de défense ; tout au contraire les riches couleurs de certaines éponges devraient attirer sur elles l'attention des animaux carnassiers si leurs spicules, leurs excreta toxiques et peut-être d'autres sécrétions toxiques n'éloignaient pas d'eux les ennemis (1). Nous ne penserons pas davantage aux pigments de mon deuxième groupe, aux pigments pigmentaires.

Aussi je crois qu'il y a lieu de ranger les pigments des éponges parmi ces produits que je propose d'appeler des pseudo-pigments. Ce n'est pas à titre de corps colorés que les pigments des éponges méritent de nous intéresser, nous chercherons ailleurs leur véritable utilité. Je continue à parler surtout des lipochromes.

GIARD a émis une hypothèse très séduisante en admettant que la production du pigment peut être considérée comme un acte de défense contre les variations chimiques et physiques auxquelles sont exposés les êtres vivants. Cette opinion a été chaleureusement défendue par BOHN [01], CARNOT [96] s'y était également rallié ; elle explique très bien l'apparition de certains pigments (pigment des éphélides, ceux qui sont causés par les vésicatoires, les érythèmes solaires, etc.). Pour discuter cette question en ce qui concerne les éponges, je suivrai l'ordre adopté par BOHN.

1° Défense contre l'acide carbonique. Nous avons vu que les substances colorées des éponges ne semblent nullement utiliser les radiations solaires pour décomposer l'acide carbonique.

2° Défense contre les poisons. Les pigments seraient chargés de saturer chimiquement certains poisons autochthones ou provenant du milieu extérieur ; l'exemple typique serait fourni par les

(1) Il y a des exceptions. En aquarium les Blennies s'attaquent parfois à *S. domuncula*.

lipochromogènes des Crustacés dans lesquels un lipochrome est combiné à des produits volatils, toxiques vraisemblablement. Deux observations m'ont frappé au sujet de ce dernier cas : la première, c'est que la réaction de l'organisme contre le poison, qui fait entrer celui-ci dans une combinaison instable et soluble, donc dangereuse toujours, devrait continuer par l'expulsion de cette même combinaison. La deuxième c'est que l'équation chimique représentant le phénomène est bien simple ; le chimisme cellulaire nous apparaît comme étant souvent beaucoup plus compliqué. Admettre que les lipochromes sont chargés de saturer les poisons, avec formation de composés qui s'accumuleront dans l'organisme, me paraît comparable au raisonnement que l'on ferait si l'on déclarait que l'organisme de beaucoup d'animaux sécrète de l'acide glycérophosphorique pour produire la saturation d'amines toxiques et arriver ainsi à la formation des lécithines. D'ailleurs l'existence d'un tel métabolisme pigmentaire n'a pas été encore constatée chez les éponges ; on ne leur connaît pas encore de lipochromogènes.

3° Défense contre l'oxygène. Nous retombons ici dans la discussion qui a eu lieu entre Mérejkowsky et Krukenberg au sujet des lipochromes. Le premier auteur admettait que ces pigments, physiologiquement analogues à l'hémoglobine, servent à la respiration cutanée des animaux inférieurs (1) ; il se formerait une nouvelle quantité de pigment à mesure que l'oxydation en détruirait : ce serait un acte de respiration. Acte de nutrition, répondait Krukenberg, qui croyait aussi à la destruction du lipochrome chez *S. domuncula* sous l'influence combinée de la lumière et de l'ozone et admettait qu'il se forme ainsi des produits aussi utiles pour l'animal que les hydrates de carbone et les graisses le sont pour les végétaux. En réalité il s'agissait beaucoup d'une question de mots ; la respiration n'est, au total, qu'une des fonctions de nutrition.

L'opinion de Krukenberg et de Mérejkowsky dérivait de cette observation que les lipochromes, in vitro, se détruisent au contact de l'oxygène, la lumière accélérant cette transformation. Mais les

(1) Pour lui, si le *Suberites* a de la tétronérythrine, c'est parce qu'étant immobile il n'a pas toujours autour de lui de l'eau riche en oxygène, comme les animaux errants, et il a « besoin d'une substance spéciale destinée à augmenter la quantité d'oxygène absorbée par les tissus ».

deux auteurs n'avaient pas considéré que les pigments peuvent rencontrer dans le protoplasma cellulaire un milieu réducteur où leur oxydation soit impossible, de même que dans le sang de certains insectes de la tyrosine coexiste avec de la tyrosinase sans qu'il y ait brunissement.

De plus la comparaison à établir entre la fonction de l'hémoglobine et celle des lipochromes, telle que la supposaient les deux auteurs précédemment cités, ne peut pas être bien rigoureuse; l'hémoglobine joue un rôle des plus actifs pour le transport de l'oxygène, elle n'est pas détruite par l'oxygène et ne forme avec ce gaz qu'une faible combinaison, aisément dissociable. Ce n'est pas ce qui a été admis pour les lipochromes, immobiles et définitivement détruits par l'oxygène. Au sujet de la carottine Arnaud [89] émet une hypothèse beaucoup plus rationnelle en supposant que dans la feuille vivante la carottine « subit des alternatives d'oxydation et de réduction, de telle sorte que sa proportion reste à peu près invariable pour un espace de temps limité. »

Il y a une objection à faire à ces hypothèses. La teneur du sang en hémoglobine, chez une espèce donnée, est le témoin fidèle de l'activité des phénomènes nutritifs, de l'état de santé de l'individu examiné. Nous ne pouvons pas en dire autant des lipochromes. Les Spongiaires atteints d'albinisme partiel n'en continuent pas moins à avoir un accroissement normal, et il n'est pas rare de rencontrer par exemple des *S. domuncula* faiblement colorés en jaune et d'un volume égal à celui des deux poings. L'hypopigmentation semble avoir infiniment moins de retentissement sur la nutrition des Spongiaires que n'en a chez les Mammifères, par exemple, la diminution de la teneur du sang en hémoglobine.

Aussi n'est-il pas démontré pour moi que les pseudo-pigments des éponges jouent un rôle respiratoire. J'ai voulu m'assurer par l'expérience s'ils ne sont pas capables de produire l'oxydation des réactifs des oxydases, ainsi que le font les sels de manganèse, en passant par un état instable d'oxydation, par un véritable phénomène de catalyse. J'ai fait agir à cet effet de la teinture chloroformique de *Suberites*, riche en lipochrome, sur du gaïac, du gaïacol et de la pyrocatéchine. Le résultat a été entièrement négatif. On sait d'ailleurs que les lipochromes, tant qu'ils sont dissous, présentent une résistance assez grande à l'oxydation; c'est seulement quand on cherche à les isoler que leur fragilité devient surtout évidente.

4° Défense contre la lumière. J'ai déjà discuté cette question, je n'y reviendrai pas.

Les propriétés physiques des lipochromes rapprochent ces substances des graisses, et cette analogie a amené quelques auteurs à assimiler les lipochromes aux substances de réserve. Cette hypothèse s'accorde avec un certain nombre de faits bien caractéristiques: présence de la lutéine dans les œufs d'oiseaux, de lipochromes en quantité abondante dans les organes génitaux des échinodermes, etc. Olmer [01] fait remarquer que le lipochrome et le pigment foncé de la cellule nerveuse « apparaissent avec la signification de substances de réserve, capables de contribuer pour une part importante à la nutrition de la cellule ».

Au cours de recherches que j'avais commencées sur la régénération des tissus chez *S. domuncula* j'ai observé que les cicatrices, chez cette espèce, conservent pendant assez longtemps une coloration bien plus faible que le reste de la surface de l'animal. Les cellules colorées y sont moins nombreuses qu'ailleurs et dans leur ensemble elles sont plus pauvres en lipochrome. Toutefois ces expériences ne nous apprennent pas si le lipochrome est peu abondant parce qu'il a joué un rôle actif dans les faits de régénération, ou si la pauvreté de la cicatrice en pigment n'indique pas seulement que l'organisme emploie à la formation des cellules nouvelles toute l'énergie dont il dispose, avant de s'occuper à élaborer des lipochromes.

En feuilletant mes notes je trouve y avoir marqué que des *Sycandra raphanus* exceptionnellement riches en pigment jaune d'or étaient en état d'élaboration sexuelle très active (mois de Janvier). Les gemmules de certaines éponges sont très fortement pigmentées, il en est de même pour un certain nombre de larves de Spongiaires. Tous ces faits se tiennent bien : gemmules et jeunes larves sont à comparer aux œufs des oiseaux, les *Sycandra* cités plut haut sont à comparer aux échinodermes et peut-être aux oiseaux, qui élaborent des lipochromes en plus grande quantité au moment où leur activité génitale se réveille. Il devient dès lors très logique de voir un rapport entre le pigment dont sont encombrés ces organes ou ces individus et la croissance rapide des uns et l'activité physiologique des autres.

S'il est vrai que le pigment se rencontre surtout au niveau des régions à croissance rapide, nous comprenons pourquoi il est surtout

accumulé au niveau de la surface d'un grand nombre d'éponges. C'est en ce point que se fait l'accroissement de l'animal ; c'est en ce point que se trouvent les lipochromes. Si chez certains d'entre eux la pigmentation paraît plus forte du côté éclairé, on pourrait très bien expliquer ce fait en admettant que l'éponge se développe davantage de ce côté, par une sorte de phototactisme. Au point utile il y aurait sécrétion du pigment et c'est ainsi que la lumière peut n'être qu'un facteur très secondaire dans la genèse du pigment, dans ces cas précisément où elle paraît être un facteur de première importance.

Je reconnais toutefois que cette explication n'indique pas la raison qui fait colorer d'une façon presque constante les parois des principaux canaux exhalants et d'une façon constante le canal spiral chez *S. domuncula*.

Reste encore à déterminer si les pseudo-pigments des éponges sont réellement utilisés directement par les tissus, au même titre que les substances de réserve proprement dites. En d'autres termes, cèdent-ils immédiatement leur énergie potentielle ? Nous ne pouvons pas répondre à cette question et nous ne le pourrons que lorsque la nature exacte des lipochromes nous sera exactement connue. En tout cas s'il en est ainsi, si les lipochromes sont brûlés par l'organisme animal, la combustion doit porter seulement sur les groupements moléculaires qui sont combinés à la cholestérine et respecter celle-ci. La cholestérine en effet, malgré son poids moléculaire assez élevé, ne semble pas susceptible de subir une combustion plus complète dans l'organisme humain ; aussi a-t-elle été classée de très bonne heure parmi les produits de désassimilation.

On a fait en sa faveur d'heureux essais de réhabilitation. On a remarqué qu'elle existe surtout dans les tissus à vie intense (parties jeunes des végétaux et des animaux, cellules nerveuses, organes génitaux, corpuscules sanguins, etc.), et qu'elle semble être réellement dans ce cas un élément constitutif du protoplasma. Phisalix [97] a vu que la cholestérine joue le rôle d'un antivenin à l'égard du venin de Vipère. Tout récemment Hideyo Noguchi [02] a montré qu'elle est capable d'agir comme antihémolytique en saturant certains poisons : agaricine, saponine, tétanolysine. Nous n'avons pas encore un ensemble de faits assez précis pour qu'il soit possible de définir le rôle exact de la cholestérine dans l'organisme; il serait sans doute plus exact de dire : les rôles de la cholestérine.

Dans les expériences de Noguchi elle s'est comportée en apparence comme un corps capable de saturer et de neutraliser chimiquement les poisons hémolytiques étudiés. Ces divers résultats évoquent immédiatement à l'esprit le rôle de défense contre les poisons que l'école de M. Giard attribue aux pigments.

Il n'y aurait rien d'étonnant à ce que la cholestérine jouât d'une façon générale le rôle d'un excitant à l'égard du protoplasma cellulaire et en activât les échanges comme le font un groupe de substances chimiques qui se montrent ses compagnons fidèles, je veux parler des lécithines. Bien que la choline qui entre dans la composition des lécithines soit classée parmi les produits de désassimilation, les lécithines ont hérité des propriétés de l'acide glycérophosphorique et constituent d'énergiques stimulants de la nutrition. Cette expression ne signifie pas grand'chose, mais pour le moment nous ne pouvons pas la préciser davantage. On peut se demander si la cholestérine n'agit pas comme stimulant de la nutrition en saturant, en plein protoplasma et au moment de leur formation, les produits toxiques auxquels donnent naissance les phénomènes vitaux.

La conclusion de cette étude sera que *les lipochromes, chez les Éponges, semblent se trouver principalement accumulés dans les régions qui sont en voie d'accroissement rapide ou qui sont susceptibles de subir un rapide accroissement. Ils doivent y jouer un rôle à rapprocher de celui des substances de réserve ; la cholestérine, qui fait partie de leur molécule et qui peut en être aisément libérée, doit jouer le rôle d'excitant de la nutrition et plus spécialement celui d'agent antitoxinique.*

Un mot encore à ce sujet, pour répondre à une phrase de Bohn. Dans son ingénieuse étude sur l'*Évolution du Pigment,* cet auteur admet que les granules pigmentaires des éponges peuvent provenir d'une sorte d'infection parasitaire, par multiplication de granules primitivement phagocytés. Cette opinion n'a pas encore été soutenue par les spongiologues ; je ne crois pas qu'elle le soit jamais. Les pigments — au sens usuel du mot — nous apparaissent comme étant sécrétés par la cellule, au même titre que la graisse ou le mucus, et Bohn à plusieurs reprises s'appuie pour son argumentation, dans le cours de son travail, sur les recherches de Bataillon qui voit dans le pigment le produit d'une sécrétion nucléaire. Rien ne me permet de faire une proposition comparable à cette dernière,

au sujet des éponges, je me bornerai à dire que le pigment est sécrété par les cellules.

Je ne chercherai pas à démontrer le peu de solidité de l'opinion de certains auteurs qui ont fait des lipochromes des résidus alimentaires. Nous pourrons admettre cette hypothèse quand on nous en aura montré scientifiquement l'exactitude.

Je n'ai pas les éléments suffisants pour apprécier si les pigments ont primitivement constitué des produits d'excrétion, ultérieurement utilisés par les organismes au cours de l'évolution phylogénétique. Actuellement, je le répète, ils ont tous les caractères des substances sécrétées ; ce n'est pas au chapitre de l'excrétion que j'ai cru devoir faire leur étude.

LÉCITHINES.

Dans la plupart des organes qui la renferment la cholestérine est accompagnée par les lécithines : j'ai voulu vérifier, à titre accessoire, si le fait se présente également pour les Spongiaires. Je me suis contenté pour cette recherche de la réaction au molybdate d'ammoniaque acide.

L'extrait éthéré de *R. simulans*, calciné avec de l'acide azotique et repris par une solution azotique bouillante de molybdate d'ammoniaque, fournit une liqueur très faiblement jaunâtre, d'une couleur presque douteuse.

Avec *S. domuncula* la réaction est beaucoup plus nette : il y a une coloration jaune bien marquée et apparition d'un louche léger (?). Le peu d'intensité de cette réaction indique que, s'il existe réellement des lécithines dans l'extrait éthéré de *S. domuncula*, ces corps n'y existent qu'à l'état de traces. Pour *R. simulans* je ne puis pas fixer quel poids d'animal représentait l'extrait éthéré que j'ai employé ; pour *S. domuncula* j'ai opéré sur l'extrait de 50 gr. environ d'éponge vivante, mais composés seulement de la partie périphérique de l'animal, c'est-à-dire de la partie la plus riche en lipochrome.

On verra d'autre part, au sujet de l'excrétion, que les bases choliniques manquent dans les sucs de *S. domuncula*, *Cydonium gigas*, *Chalinine* ; pour les deux premières espèces j'ai opéré aussi bien sur les sucs concentrés par évaporation que sur les sucs normaux.

Aussi je ne puis pas préciser si les éponges renferment ou non des glycérophosphates complexes appartenant au groupe des lécithines; il faudrait vérifier pour cela si les colorations jaunes que j'ai obtenues avec le mobybdate d'ammoniaque proviennent bien de composés phosphorés de ce genre. Le résultat que je cherchais est cependant atteint : il est prouvé que les lécithines ne se trouvent pas en abondance chez *S. domuncula* et *R. simulans* pour accompagner les lipochromes et la cholestérine, ainsi qu'elles le font dans l'œuf de poule, dans le cerveau, etc.

MUCINE.

Chalinine sécrète un produit visqueux qui sort en abondance quand on met l'éponge en contact avec du chloroforme pour la préparation de son suc. Cette substance mucilagineuse est sécrétée en assez grande quantité en hiver ; il m'a semblé que pendant les mois de septembre et d'octobre la sécrétion était bien moins active et la mucosité bien moins soluble dans l'eau.

En mettant dans de l'eau avec du chloroforme des individus de *Chalinine*, on obtient une solution filante qui brunit à l'air, tandis que des amas de matières glaireuses, analogues à celles que sécrétent les conduits respiratoires ou digestifs de l'homme, restent collées contre les parois du flacon ou se ramassent au fond d'un verre. L'examen microscopique est fait avantageusement dans une goutte d'eau iodée, car l'iode colore le produit de sécrétion en brun rougeâtre. Ce produit se montre au microscope sous forme de lames, de membranes, ou en un réseau filamenteux de structure granuleuse dont les points nodaux sont occupés par des cellules sphéruleuses ou par des sphérules libres. Les teintes données par la coloration à l'iode excluent toute idée d'amidon ou de glycogène.

La solution dans l'eau chloroformée filtre avec une extrême lenteur ; elle louchit légèrement à l'ébullition mais reste néanmoins poisseuse, filante : le corps mucilagineux n'est donc pas coagulé à 100°. L'acide acétique graduellement ajouté détermine à froid l'apparition d'un précipité filamenteux peu abondant, qu'un excès d'acide redissout aisément.

L'ébullition prolongée avec de l'acide sulfurique dilué confère à la solution le pouvoir de réduire la liqueur cupropotassique.

Les matières glaireuses ramassées au fond du matras sont lentement et partiellement dissoutes par l'eau de chaux ou la potasse diluée.

On le voit, les caractères précédents s'accordent pour faire ranger dans le groupe des mucines le corps sécrété par *Chalinine*. Il en est certainement ainsi également pour un certain nombre d'autres Spongiaires qui donnent naissance à des produits visqueux ou mucilagineux.

Cette mucine est à rapprocher de la mucine du tissu conjonctif embryonnaire et de la pseudo-mucine d'Hammarsten qui sont solubles dans un excès d'acide acétique. La mucine (limacine) qu'Eichwald a extraite des escargots est au contraire insoluble dans un excès d'acide acétique, tout comme la mucine ordinaire des sécrétions humaines.

CELLULES SPHÉRULEUSES

Topsent a désigné sous ce nom et groupé d'une façon assez heureuse des éléments que l'on avait remarqués depuis longtemps déjà et auxquels on avait appliqué toute une série de noms bien faite pour jeter la confusion (Körnchenballen, Knollenzellen, Rosettenzellen, Kugelzellen, cystencytes, chondrencytes, collencytes, thésocytes, joignons-y les chromatocytes). On n'avait pas accordé généralement une très grande importance à ces cellules, et c'est Topsent qui a contribué à fixer nos connaissances à leur sujet, en montrant l'aide qu'elles peuvent fournir aux spongiologues pour la détermination des espèces.

Ce sont des éléments de taille très variable (5 à 20 μ en moyenne) dont le protoplasma est encombré de sphérules, en nombre assez considérable généralement. Les dimensions de celles-ci sont des plus diverses ; on trouve tous les termes de passage entre les simples granulations protoplasmiques, visibles seulement avec les objectifs à immersion les plus puissants, et les sphérules proprement dites que l'on peut apercevoir à d'assez faibles grossissements. Topsent nous dit que chez *Polymastia mammillaris* les sphérules peuvent atteindre 3 à 5 μ de diamètre.

Examinées sur des dissociations, in vivo, les cellules sphéruleuses se montrent douées de mouvements amiboïdes. Ceux-ci sont

généralement dus à des pseudopodes assez massifs, lobés, ne possédant pas d'ordinaire la complication de forme des pseudopodes de certains amibocytes. Un certain nombre cependant sont filiformes. Dans la cellule au repos le protoplasma est invisible, la masse paraît uniquement composée par les sphérules dont l'ensemble a un aspect mûriforme. Au moment des déplacements les pseudopodes hyalins apparaissent autour de la sphère, dont les déplacements semblent être bien moins actifs que ceux des amibocytes ordinaires. C'est là d'ailleurs une loi physiologique générale bien facile à comprendre et dont nous avons déjà vu l'application au sujet des cellules sphéruleuses pigmentées, des chromatocytes.

Parfois le noyau se devine au milieu des corpuscules réfringents qui l'entourent et le recouvrent ; d'ordinaire il ne peut être mis en évidence que par les réactifs colorants, et cette recherche est partilulièrement difficile dans la plupart des cas. Chez les *Hexactinellides* au contraire (Ijima) le noyau se discerne avec la plus grande facilité ; il est très aisément colorable et possède tous les caractères des noyaux des amibocytes. Ce dernier point, on le verra, est discuté en ce qui concerne les éponges des mers européennes.

A l'inverse des amibocytes normaux les cellules sphéruleuses ne renferment pas de corps étrangers à leur intérieur. Cependant dans les expériences d'alimentation au carmin et au charbon j'ai pu retrouver ces poudres colorées dans l'intérieur des cellules sphéruleuses de *R. simulans*, mais il y avait véritablement dans ce cas une hyperactivité fonctionnelle imposée à toutes les cellules migratrices. Je crois que dans la vie normale des Spongiaires les cellules sphéruleuses ne sont pas chargées de transporter à travers la mésoglée des individus les aliments ingérés par les choanocytes. Nous savons que cette tâche est dévolue aux amibocytes.

La nature des substances qui composent les sphérules doit être essentiellement variable. Il s'agit parfois de lipochromes (chromatocytes) ; d'autres fois elles renfermeraient de l'amidon, des graisses, du carbonate de chaux (*Stylinos columella*, *Prosuberites longispina*, d'après Topsent), des albuminoïdes divers (Sollas, etc.).

Je m'expliquerai plus tard sur la présence de l'amidon chez les éponges, que je conteste entièrement.

L'action des dissolvants ne nous fournit pas beaucoup de renseignements sur ces questions. Le chloroforme, le xylol que l'on emploie pour les inclusions à la paraffine dissolvent le contenu d'un

certain nombre de sphérules, presque uniquement de celles des chromatocytes. L'eau distillée fait éclater les sphérules (Loisel) dont le contenu se répand en une masse granuleuse ; ce n'est peut-être pas là une dissolution à proprement parler. L'acide acétique, les acides minéraux ne touchent pas aux sphérules.

Schulze semble ne pas admettre que le contenu des cellules sphéruleuses puisse être du glycogène, de l'amidon ou de la graisse ; Ijima est du même avis et se rattache à l'opinion de Sollas, qui regarde le contenu comme étant de nature albuminoïde. C'est là évidemment la conclusion la plus logique.

Chez les *Hexactinellides* Ijima a remarqué que les sphérules des cellules sphéruleuses (ses thésocytes) possèdent un contenu mou, peut-être fluide ; elles sont colorées très faiblement à l'état frais, ou même ne le sont pas du tout, par l'éosine, la fuchsine acide, le bleu de Lyon ou le vert de méthyle ; elles prennent avidement le bleu de méthyle. L'iode les brunit, l'acide osmique les noircit. Chez *Acanthascus cactus*, *Rhabdocalyptus capillatus*, etc., les sphérules se colorent avec intensité par la fuchsine acide, l'hématoxyline, l'éosine, etc., peu par le carmin boraté. Chez la première espèce, après durcissement, quelques cellules sphéruleuses sont entièrement rouges et d'autres entièrement bleues en combinant une double coloration avec la fuchsine acide-bleu de méthylène, ou hématoxyline alunée-éosine, ou hémat. alunée-fuchsine acide.

Au cours de ses travaux sur l'embryologie des éponges Delage a fait des observations analogues, mais pour lesquelles il fournit une explication bien connue. Pour cet auteur les cellules amiboïdes chargées d'inclusions que l'on voit dans les larves de *Sp. fluviatilis* ne sont pas des cellules bourrées de grains vitellins, ainsi que l'admettaient Gœtte et Maas, mais bien des amibocytes renfermant les noyaux des choanocytes qu'ils ont capturés. Parmi les raisons qu'il donne, Delage nous fait remarquer que ces sphérules « se colorent en rouge par les carmins à élection nucléaire et que le bleu de Lyon les respecte au point de se substituer au carmin dans le nucléole propre de la grosse cellule avant de teindre ces prétendues granulations vitellines. Le vert de méthyle les colore aussi plus fortement que le noyau central ».

Loisel, en colorant au mélange d'Ehrlich-Biondi des coupes de *Reniera Ingalli* fixées au sublimé ou au mélange de Flemming, avait obtenu un certain nombre de cellules sphéruleuses entière-

ment colorées en rouge alors que d'autres étaient d'un bleu verdâtre foncé.

Topsent fait remarquer que les cellules sphéruleuses de *Cliona viridis*, de *Tuberella aaptos*, etc. se colorent à l'éosine.

On peut donc observer à la fois de l'oxyphilie, de la basophilie et de l'amphophilie. J'ai cherché à examiner de près quelques points de l'évolution des cellules sphéruleuses. J'ai opéré sur *Reniera simulans*, *R. fistulosa*, *Chalinine*, *Cliona viridis*, *Bubaris vermiculata*, *Suberites domuncula*, fixées au Flemming, au sublimé acétique ou au formol. Ce dernier fixateur ne donne pas de mauvais résultats pour les cellules sphéruleuses.

Sur des coupes de *R. simulans* colorées à l'hématoxyline ferrique après fixation au sublimé acétique, on distingue avec la plus grande netteté les cellules sphéruleuses dont les sphérules sont colorées avec intensité. Au premier aspect il semble qu'un certain nombre de ces cellules possèdent une membrane d'enveloppe qui enverrait des prolongements entre les sphérules ; il s'agit évidemment du protoplasma de la cellule, durci par les réactifs fixateurs, et dont on voit la trame entre les sphérules.

Fig. 6. — *a*. Cellules sphéruleuses de *R. simulans* qui se détruisent dans la cavité d'un canal. Subl. acét., safranine-picro-nigrosine. Grossiss. 800 d. — *b, c*. Cellules sphéruleuses d'une papille de *Cliona viridis*. Formol. Safr.-picr.-nigros. Gr. 1380 d.

Les cellules sphéruleuses présentent des aspects très variables ; les unes conservent une forme plus ou moins sphérique, d'autres ont un aspect étiré, étoilé : ailleurs se trouvent dans la substance fondamentale des sphérules isolées ou des amas de sphérules ; au niveau des canaux on voit des cellules sphéruleuses qui viennent

graduellement faire saillie entre les pinacocytes et se jettent dans l'intérieur du canal ou simplement y égrènent leurs sphérules.

La fragmentation des cellules sphéruleuses en plein tissu rappelle absolument le phénomène que RANVIER a décrit sous le nom de clasmatose ; la cellule se détruit et il est vraisemblable que les produits élaborés à son intérieur sont utilisés pour la nutrition des éléments voisins. Cet aspect était connu chez les éponges et j'ai vu signalés plus d'une fois par TOPSENT, dans le cours de ses travaux, les aspects anormaux « chiffonnés, effilochés » présentés par les cellules sphéruleuses.

Il est à noter que la grosseur des sphérules est d'ordinaire assez uniforme dans son ensemble, à l'intérieur d'une cellule donnée. On voit des cellules à sphérules plus grosses, d'autres où la taille de ces éléments est plus faible ; il n'y a cependant absolument rien de fixe à ce sujet et dans une même cellule les sphérules peuvent être de taille très variable.

Pour examiner les sphérules de *R. simulans* à un fort grossissement il est bon de ne pas s'adresser aux cellules intactes, qui gardent avec une intensité gênante la coloration noire de l'hématoxyline ferrique ; il vaut mieux s'adresser aux cellules partiellement décolorées. Cependant lorsque la décoloration a été conduite assez loin les cellules intactes fournissent aussi de précieux renseignements. Les sphérules ne se montrent généralement plus alors comme homogènes, elles nous apparaissent comme des amas grisâtres, renfermant des points fortement colorés en noir. A côté de celles-ci on en trouve d'autres, qui présentent un aspect homogène et ont une teinte gris foncé, intermédiaire entre le noir des granulations que je viens de citer et le gris qui constitue le fond des autres sphérules. Ce sont des éléments dont la différenciation n'est pas encore terminée. Y a-t-il une membrane d'enveloppe propre autour des sphérules ? Je n'ai pas pu me faire d'opinion ferme à ce sujet ; il m'a été impossible de voir de membrane à proprement parler et cependant l'allure des sphérules, telles qu'on les voit dans les figures ci-jointes, évoque à l'esprit l'idée d'une membrane d'enveloppe à l'intérieur de laquelle seraient renfermées les granulations.

Dans les cellules en voie d'élimination (fig. 7, *b*) on distingue des sphérules qui ont entièrement perdu la matière colorable en noir par l'hématoxyline ferrique ou qui n'en conservent plus que des particules à formes variables.

En examinant les cellules migratrices (fig. 7, *c*, *d*) on retrouve des aspects qui représentent bien la genèse des cellules sphéruleuses, telle qu'on peut se l'imaginer. Les cellules mésogléiques renferment des granulations dans leur protoplasma ; que ces granulations grossissent, elles se transformeront aisément en sphérules, et on peut

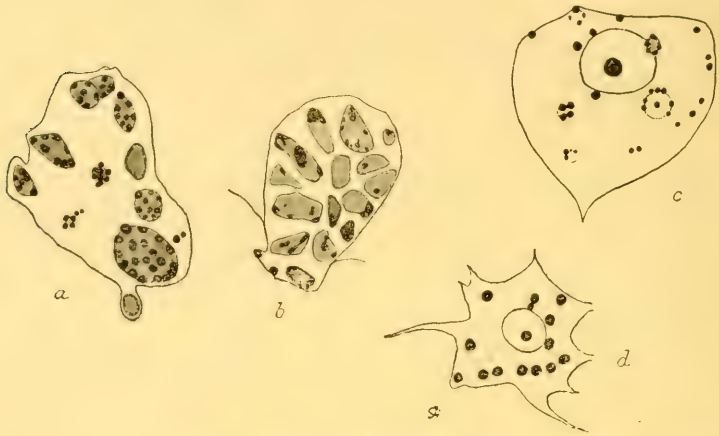


Fig. 7. — *a*, Cellule sphéruleuse de *R. simulans ;* sublimé acétique, hématoxyline ferrique. — *b*, id. id. La cellule fait saillie dans la lumière d'un canal. — *c*, *d*. Cellules migratrices de la même espèce, ébauches de sphérules. Sublimé acétique ; *c*, hémat. ferr. ; *d*, safr.-picr.-nigros. Grossissement pour toutes : 1860 d.

voir déjà apparaître, au cours de cette genèse, la structure hétérogène et granuleuse des sphérules. Dans ces jeunes sphérules il m'a semblé voir déjà, à plus d'une reprise, la ligne noire d'une très mince membrane d'enveloppe. Il ne serait pas impossible que plusieurs granulations se réunissent pour constituer une seule sphérule. Les scléroblastes, qui ne sont que des cellules granuleuses spécialisées, peuvent renfermer des sphérules bien typiques.

En colorant au Biondi-Heidenhain, les cellules sphéruleuses sont d'un vert brun intense, le noyau n'est pas visible au milieu des sphérules. Quelques rares cellules ont leurs sphérules colorées en un rouge de safranine, résultant de l'association de la fuchsine et de l'orange. Dans la substance fondamentale on trouve des sphérules libres vert brun, quelques-unes rares rougeâtres, quelques autres sont d'un vert bleu brillant. Les cellules migratrices ont des granulations qui ont pris la fuchsine ou à la fois la fuchsine et

l'orange ; ces granulations, en grossissant, arrivent à constituer de vraies sphérules qui gardent d'abord l'électivité pour les couleurs acides, puis prennent le vert avec une grande énergie. A ce moment les cellules méritent le nom de sphéruleuses ; on pourrait dire que leurs sphérules, manifestement hétérogènes, sont arrivées à maturité. Il est assez fréquent de voir chez des cellules migratrices des granulations, assez volumineuses pour constituer de vraies sphérules, mais colorées en rouge ; il est rare de rencontrer de ces cellules avec des sphérules vertes. Une d'elles possédait une sphérule d'un beau vert brillant. Les sphérules sont vertes même dans les parties de la préparation où le lavage à l'alcool a été poussé un peu trop loin et où les noyaux sont tous décolorés. Au bord des canaux les cellules en voie d'élimination sont de coloration très variable : rouge safranine, rouge violacé, vert bleu.

La bleu polychrome d'Unna ne colore pas également toutes les cellules sphéruleuses d'une même préparation. Les unes gardent avec une grande intensité le bleu, bleu un peu rougeâtre ; on peut parfois distinguer un noyau dans leur masse. D'autres sont incolores et ressemblent à des restes de paraffine qu'aurait oubliés les dissolvants, leurs sphérules ont la forme de lentilles biconcaves, incolores et vides. Dans ces dernières cellules on peut parfois distinguer le noyau comme un point bleu, parfois comme une tache bleuâtre avec un piqueté bleu foncé. Pour certaines cellules le point bleu foncé représente seulement le nucléole d'un volumineux noyau incolore, identique à celui des amibocytes ; d'autres fois le noyau semble être compact. On trouve tous les intermédiaires entre les cellules sphéruleuses incolores ou colorées ; on peut avoir des cellules très faiblement bleuâtres, ou dont les sphérules plus ou moins bleuâtres sont parsemées de taches bleues. Dans les cellules très foncées on trouve des sphérules incolores, et réciproquement. Çà et là se rencontrent de très rares cellules, sphériques ou en clasmatose, dont les sphérules sont colorées en superbe bleu azur. Les cellules mésogléiques renferment des granulations — ou des sphérules — d'un bleu identique à celui des noyaux et des sphérules normales ; aucune ne m'a paru posséder de granulations azurées. Un grand nombre des cellules qui ne se colorent plus par le bleu d'Unna sont manifestement en voie d'élimination au niveau des canaux ; quelques-unes bien colorées, rares, s'éliminent également.

Dans la coloration double de Romanovsky les sphérules restent

colorées en bleu en grand nombre ; cependant toutes les cellules qui ne gardaient pas le bleu d'Unna ont pris l'éosine, et chez la plupart de celles-ci on peut voir le noyau comme un point bleu. Quelques-unes de ces dernières ont çà et là des sphérules bleues qui se détachent sur le fond rose.

En employant simultanément (Benda) ou successivement le bleu de méthylène et l'éosine les sphérules se colorent en bleu.

Par la coloration à la safranine-picro-nigrosine on voit encore avec la plus grande netteté l'aspect hétérogène de certaines sphérules, dont la membrane ne se colore qu'en rose faible. Les cellules sphéruleuses sont rouges, ainsi que les granulations et les jeunes sphérules des cellules mésogléiques. La méthode de Benda à la safranine et au vert lumière fournit des résultats identiques. On peut décolorer les noyaux avant de faire perdre aux sphérules leur colorant.

Fig. 8. — *R. simulans*. Sublimé acétique ; safranine-picro-nigrosine. Gross. 860 d. On voit des cellules sphéruleuses qui s'éliminent ou qui égrènent leurs sphérules dans les canaux. En un point tout un amas de sphérules est expulsé par une contraction locale, au niveau d'un pore transitoire.

On voit avec quelle constance les colorants nucléaires se portent sur les cellules sphéruleuses de *R. simulans*, au moins quand leurs sphérules sont adultes et n'ont pas encore dégénéré. Ces faits rappellent bien ce que l'on a signalé pour les granulations des cellules mésodermiques d'un certain nombre d'animaux, pour les clasmatocytes, etc. Chez les Holothuries Jourdan [83] signale que les cellules muqueuses de Semper sont remplies de sphérules qui se colorent par l'hématoxyline, la

purpurine, le vert de méthyle. « La coloration verte, résultant de l'emploi de ce dernier réactif, persiste pendant longtemps, alors que les autres éléments se sont complètement décolorés ».

Après fixation au sublimé acétique les cellules sphéruleuses de *R. fistulosa* se comportent comme celles de *R. simulans*.

Sub. domuncula, après fixation au formol, a ses cellules sphéruleuses éosinophiles (coloration à l'hématoxyline-éosine et au mélange de Benda au bleu de méthylène-éosine). *Spongilla lacustris*, fixée au Zenker, a dans ses cellules mésogléiques des sphérules retenant énergiquement la safranine. *Bubaris vermiculata* fixée au formol a ses cellules sphéruleuses éosinophiles. Chez la *Chalinine* que j'ai examinée à ce point de vue, après fixation au sublimé acétique, l'histoire des cellules sphéruleuses est identique à celle que nous avons vue chez *R. simulans :* même clasmatose, même élimination au niveau des canaux, etc. La safranine colore cependant les sphérules de cette espèce en un teinte un peu différente, en une sorte de ton groseille.

Dans les papilles de *Cl. viridis* fixées au formol on voit que les cellules sphéruleuses présentent de nombreux aspects de clasmatose : chez cette espèce j'ai pu voir très nettement le protoplasma de ces cellules se colorer en bleu par la safranine-picro-nigrosine ; il paraît plus abondant autour des sphérules que dans les cellules sphéruleuses adultes de *R. simulans*. Ici encore les sphérules apparaissent comme hétérogènes. Elles prennent avec électivité la safranine, se colorent en bleu-verdâtre par le mélange d'Ehrlich-Biondi, prennent l'éosine par les doubles colorations à l'hématéine-éosine et au bleu de méthylène-éosine. Je n'ai pas pu voir les noyaux de ces cellules sur des coupes de pièces fixées au formol ; mais sur des préparations de *Cl. viridis*, mal fixées à l'alcool absolu et colorées à l'hématéine-éosine, il m'a été possible de voir les noyaux comme des points faiblement violets.

Ijima a bien vu l'aspect hétérogène que présentent fréquemment les sphérules ; ses « thésocytes » d'*Euplectella* constituent d'ailleurs un très beau type de cellule sphéruleuse. L'auteur japonais fait remarquer que pendant la résorption des matières de réserve les sphérules se fragmentent en granules irréguliers qui disparaissent finalement... ; en disparaissant les sphérules laissent plus ou moins de matière en forme d'amas irréguliers, de conglomérats ou de granules. Faute de dessins spéciaux ou d'explications complé-

mentaires je ne sais s'il faut prendre au pied de la lettre la première proposition d'Ijima et s'il faut admettre un morcellement des sphérules, leur fragmentation en granules qui s'isoleraient ensuite, ou si le phénomène se passe comme l'indique sa deuxième proposition, ce qui correspond alors parfaitement à ce que j'avais vu moi-même avant d'avoir eu connaissance du travail d'Ijima.

Contrairement à la plupart des auteurs Topsent [98] n'admet pas que les cellules sphéruleuses soient des cellules mésogléiques granuleuses, modifiées en vue d'une fonction spéciale. Il se base sur ce qu'elles ont un noyau différent, sur ce qu'elles existent déjà chez l'embryon, sur ce qu'elles sont fréquemment de plusieurs formes chez une même espèce, ayant des rôles bien définis. J'ai cherché longuement à établir plus haut que les sphéruleuses dérivent des granuleuses ; je vais néanmoins m'attacher à combattre l'opinion de Topsent.

L'aspect du noyau n'indique pas grand'chose. Chez *R. simulans* colorée au bleu d'Unna on trouve à l'intérieur des cellules sphéruleuses des noyaux volumineux, à chromatine condensée en un unique nucléole fortement coloré ; d'autres semblent réduits à leur seul nucléole, sont devenus compacts ; chez d'autres ce petit noyau lui-même ne se colore plus que comme un piqueté bleu, enfin il disparaît totalement. Dans les cellules en clasmatose on ne voit jamais le noyau, dans celles qui s'éliminent au niveau des canaux il n'est souvent plus visible. A partir du moment où la cellule mésogléique commence à subir la différenciation qui va la transformer en sphéruleuse son noyau peut être considéré comme destiné à disparaître ; il le fera plus ou moins tôt suivant l'élément que l'on considère, mais la déchéance arrivera fatalement pour lui. Lorsque le noyau est devenu petit et compact, je ne sais pas si on ne doit pas le considérer comme étant déjà en dégénérescence. Sa forme n'est donc pas un argument en faveur de la spécificité des cellules sphéruleuses. Chez les *Hexactinellides*, je l'ai déjà dit d'après Ijima, le noyau des sphéruleuses est identique à celui des amibocytes.

La présence de ces cellules chez l'embryon prouve seulement que les différenciations peuvent être très précoces. La pluralité de leurs formes chez une espèce donnée indique une variété plus grande des différenciations, comparable à celle que l'on étudie pour les leucocytes à granulations des Vertébrés.

Pour pouvoir admettre l'opinion de TOPSENT il faudrait aussi que fût démontrée pour les sphéruleuses la propriété de se diviser et de donner naissance à des éléments identiques à elles-mêmes. Or cette démonstration n'est pas faite. O. SCHMIDT a cru voir se produire la division des cellules sphéruleuses. Cette observation est restée isolée, je crois. Nous sommes de plus autorisés à nous demander si SCHMIDT n'a pas pris des phénomènes de clasmatose pour des formes de division.

J'ai souligné à plus d'une reprise que l'on trouve avec assez d'abondance, sur les coupes, des cellules mésogléiques renfermant des granulations, accrues de volume et en voie de devenir de véritables sphérules. Dans cet état intermédiaire les granulations n'ont pas toutes les réactions colorées des vraies sphérules ; si elles gardent la safranine elles ne se colorent pas par le mélange d'Ehrlich-Biondi. Nous savons par les recherches des hématologistes que les réactions colorées des granulations semblent changer avec leur âge.

Ce qui tranche d'ailleurs définitivement la question en faveur de la thèse que je soutiens, c'est la présence de vraies sphérules, isolées, à l'intérieur de certaines cellules migratrices. Nous sommes en présence d'éléments qui ont esquissé une différenciation hésitante et seulement partielle : au lieu d'encombrer leur protoplasma de sphérules ils n'en ont élaboré que quelques-unes. N'est-il pas rationnel d'admettre que ces éléments sont restés à demi cellules migratrices et sont devenus à demi cellules sphéruleuses ?

Les phénomènes de clasmatose que j'ai signalés au sujet des cellules sphéruleuses de plusieurs éponges me paraissent ne pas pouvoir être mis en doute. On voit tous les intermédiaires entre les cellules sphériques ou ovoïdes, denses, et les sphérules dissociées dans la substance fondamentale. Je me suis demandé si ce dernier aspect ne peut pas être comparé aux changements de forme que CARNOT [96] a constatés chez les chromoblastes de la Grenouille et aux phénomènes d'essaimage des granulations, avec retour à la cellule, que KLEIN et JOLLY [98] ont observés chez les leucocytes éosinophiles. Je crois qu'il n'en est rien. Toute cellule qui dissémine ses sphérules me paraît avoir terminé son cycle biologique. Les sphérules éparses dans la substance fondamentale servent à la nutrition des tissus. Ensuite la substance fondamentale, par de lentes contractions de sa masse et surtout sous l'action des cellules

voisines, réunit en amas les sphérules usées et devenues inutiles, les restes de sphérules pourrait-on dire, et les expulse graduellement dans la cavité des vaisseaux par des pores qui s'ouvrent entre des pinacocytes. J'ai dessiné dans la fig. 8 l'expulsion d'un de ces amas.

Sur les coupes on retrouve par places des bols fécaux entièrement constitués par des sphérules fortement ou peu colorables. Ces amas sont entourés souvent par une sorte d'enveloppe muqueuse ou albumineuse que les colorants mettent en évidence.

L'évolution des cellules sphéruleuses peut être résumée dans le schéma suivant :

Cellule amiboïde.
|
Cellule sphéruleuse.
| |
Elimination dans les canaux. Emiettement de la cellule.
|
Sphérules libres dans la substance fondamentale.
|
Rejet des sphérules dans les canaux.

Je crois qu'il y a tout lieu d'assimiler ces phénomènes à ce que Bonne [01] a observé chez le Bœuf où dans le voisinage des glandes en suractivité les leucocytes éosinophiles essaiment leurs granulations que l'on retrouve ensuite dans les acini des glandes.

Lorsque l'éponge souffre, que sa nutrition est défectueuse, elle peut utiliser immédiatement le contenu de ses cellules sphéruleuses. En examinant des coupes de *R. simulans* restée trois heures dans de l'eau de mer renfermant du charbon, puis dans de l'eau de mer pure, et fixée au Flemming, je n'ai plus vu qu'un petit nombre de cellules sphéruleuses. En employant la coloration à la safranine-picro-nigrosine on ne distinguait plus que quelques rares cellules encombrées de sphérules rouges, encore ces sphérules étaient-elles moins colorées qu'à l'ordinaire. Par contre un certain nombre de cellules opaques, plus fortement colorées en bleu que les cellules voisines, en état de dégénérescence évident, avaient la forme et l'allure des cellules sphéruleuses. Chez les unes le noyau ne se voyait plus que comme une tache rougeâtre, chez d'autres il était identique à celui des amibocytes, gros et à chromatine condensée

en un unique nucléole. Ces cellules dégénérées avaient un aspect vacuolaire et en examinant à un fort grossissement j'ai pu apercevoir à l'intérieur de certaines de ces vacuoles des points fortement colorés en rouge, de forme irrégulière et représentant évidemment les résidus des sphérules. Cette éponge avait souffert, avait ingéré puis éliminé une quantité anormale de corps non alimentaires, elle avait été soumise dans le laboratoire à des conditions extrêmement défectueuses pour elle. Les cellules sphéruleuses qui existaient au moment de la mise en expérience avaient été activement utilisées, sans que l'éponge fût en état d'en élaborer de nouvelles.

Il me semble que les diverses observations qui précèdent indiquent suffisamment quel est le rôle de ces cellules chez les Spongiaires. Ce sont des *cellules glandulaires;* les sphérules sont des produits de sécrétion.

Les substances qu'elles élaborent jouent parfois un rôle de sécrétion interstitielle, c'est le cas pour les cellules qui se clasmatosent; mais elles ne sont pas toujours destinées à rester à l'intérieur des tissus pour servir à leur nutrition. Elles sont parfois rejetées au dehors : tel est le cas de la *Chalinine* et des éponges visqueuses, gluantes dont parle Topsent. D'autres fois leur rôle est tout autre. J'ai indiqué [02 *a*] que chez *Cliona vastifica* les organes de la perforation sont des cellules sphéruleuses, à sphérules relativement

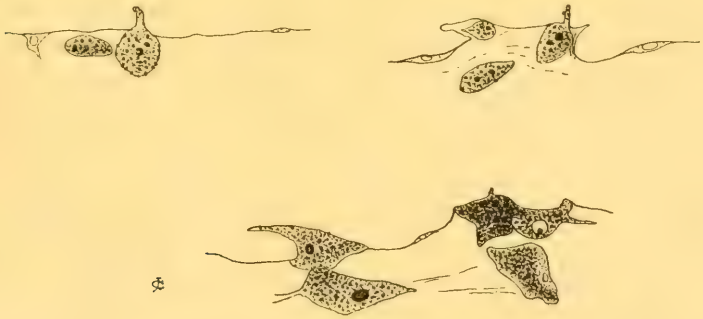


Fig. 9. — *Cliona vastifica.* Zenker ; acide azotique-phloroglucine ; bleu d'Unna. Gross. 800 d.

petites, et qui en réalité tiennent le milieu entre les sphéruleuses et les granuleuses par les dimensions de leurs enclaves. Je figure ici quelques-unes de ces cellules poussant des prolongements entre les

pinacocytes qui revêtent la paroi du corps de l'animal et s'insinuant dans la couche calcaire. Les sécrétions de ces cellules sont évidemment un peu spéciales dans le cas actuel, elles doivent renfermer des corps à fonction acide dont l'action chimique me paraît nécessaire pour produire le creusement des galeries.

Topsent attribue d'autres rôles aux cellules sphéruleuses. D'abord un rôle conjonctif dont l'exemple est surtout pris chez ces *Reniera* dont les cellules sphéruleuses sécrètent des bâtonnets qui, soudés bout à bout, constituent les fibres de spongine. Les files de cellules sphéruleuses se détruisent quand elles ont donné naissance à une fibre. Ce rôle conjonctif est secondaire, car la cellule agit en réalité comme organe de sécrétion, le produit de cette sécrétion étant de nature squelettique. Chez les autres espèces le rôle conjonctif semble plus secondaire encore.

On a surtout insisté sur le rôle d'organes de réserve que l'on prête aux cellules sphéruleuses. Je ne m'occupe pas dans ces lignes des cellules qui composent les gemmules des éponges et dont le rôle d'organes de réserve est évident à priori, ni des chromatocytes au sujet desquels je me suis déjà expliqué. A l'intérieur des tissus adultes ce rôle est moins important, à mon avis, qu'on ne l'admet généralement, à moins d'étendre beaucoup la notion des substances de réserve et de comprendre sous ce nom tous les produits qui ne sont pas utilisés aussitôt après leur formation. J'ai rappelé plus haut l'opinion de Sollas et d'Ijima, à laquelle je me rallie entièrement, qui attribue au contenu des sphérules une nature albuminoïde. Dans ces conditions le rôle d'organe de réserve, au sens usuel du mot, est très douteux pour les cellules sphéruleuses proprement dites et je crois pour mon compte qu'on doit simplement les regarder comme des organes de sécrétion.

En cherchant quelles peuvent être leurs analogies, on voit qu'il est aisé de leur trouver des éléments de comparaison dans la plupart des ordres de Métazoaires (voir Cuénot, 97). J'ai déjà montré les analogies de forme et de colorabilité qui rattachent certaines d'entre elles aux cellules muqueuses basophiles des Holothuries ; on trouve chez les autres Echinodermes des cellules qui peuvent également leur être comparées. Chez les Vertébrés nous avons les leucocytes à granulations, si longuement étudiés, qui possèdent des formes multiples et une grande différenciation. Je ne chercherai pas à établir des analogies entre les cellules sphéru-

leuses des éponges et telle ou telle forme de leucocytes. Nous avons vu que certaines cellules sphéruleuses nous apparaissent comme oxyphiles, d'autres comme basophiles, ou comme amphophiles ; nos connaissances en histochimie sont encore trop dans l'enfance pour que ces renseignements puissent nous être d'une grande utilité. L'étude des préférences des granulations pour telle ou telle coloration ne nous a encore rien appris de bien important, aucune loi générale n'en est sortie. Cuénot fait remarquer cependant que les granulations sont d'ordinaire oxyphiles dans l'ensemble du règne animal ; il n'en existerait de basophiles que chez les Vertébrés et les Sipunculiens.

En cherchant plutôt des analogies physiologiques que des analogies histochimiques, je crois qu'il y a lieu de comparer les cellules sphéruleuses aux *Mastzellen* et aux clasmatocytes. Je ne m'attarderai pas sur les *Mastzellen* dont les granulations possèdent une métachromatie qui m'a paru manquer entièrement aux cellules d'éponges que j'ai examinées, et dont c'est là un des caractères fondamentaux. On sait que pour un certain nombre d'auteurs (Delamarre, etc.) les clasmatocytes dériveraient des Mastzellen ; pendant cette transformation les granulations cellulaires changeraient leur électivité pour les colorants et de métachromatiques deviendraient basophiles (1).

Le nom même de Mastzelle évoque immédiatement à l'esprit nos cellules d'éponges, bourrées d'enclaves à en devenir mûriformes. On est revenu peu à peu de la conception primitive qui voyait dans les granulations des Mastzellen des produits de réserve. Rosenheim (in Delamarre) a observé que la multiplication de ces cellules est indépendante de la surnutrition de l'individu. On admet plus volontiers aujourd'hui que leurs granulations sont d'une façon générale des produits de sécrétion.

Un détail physiologique me permet encore de comparer les cellules sphéruleuses aux clasmatocytes. J'ai signalé, au sujet de l'alimentation de *Reniera* au carmin et au charbon, que l'on pouvait trouver des grains étrangers à l'intérieur de rares cellules sphéruleuses. Stassano et Haas [60] ont observé que les clasmatocytes de l'épiploon d'animaux, dans le corps desquels on a injecté du

(1) L'observation de Bonne, à laquelle j'ai fait allusion plus haut, semble indiquer que les autres cellules lymphatiques peuvent aussi se clasmatoser.

vermillon, peuvent être bourrés de ces particules solides. Ces faits sont bien certainement commandés par une loi physiologique générale. Les cellules sphéruleuses qui ne sont pas encore entièrement mûres, les cellules lymphatiques qui ne sont pas encore entièrement transformées en clasmatocytes gardent une partie de leur sensibilité aux divers tactismes qui les faisaient mouvoir avant que leur différenciation fût commencée, et lorsqu'une excitation puissante, un danger pressant pour l'organisme viennent les réveiller, elles recouvrent momentanément un peu de leur ancienne ardeur et redeviennent actives pour le secours de la colonie.

CHAPITRE V.

MATIÈRES DE RÉSERVE.

AMIDON, HYDRATES DE CARBONE

La question des hydrates de carbone est certainement complexe chez les éponges, ainsi que chez d'autres animaux. Un nombre d'espèces relativement élevé vit avec des algues en symbiose ou en commensalisme, ce qui peut modifier évidemment dans des proportions très notables la nature des substances chimiques qui se rencontrent dans leurs tissus.

De plus, fait qui paraît étrange pour des corps aussi connus que les composés amylacés, l'imperfection d'un grand nombre de nos méthodes usuelles de chimie histologique et l'incertitude des résultats qu'elles nous fournissent trop souvent se font ici sentir à nouveau. Sur quelle réaction nous basons-nous en histologie pour déceler la présence de l'amidon dans un organe? sur une réaction, celle de l'iode. Lorsqu'il y a bleuissement d'une enclave cellulaire nous nous croyons autorisés à conclure à l'existence d'une matière amylacée. Il y a malheureusement des causes d'erreur; d'autres corps que l'amidon bleuissent par l'iode (lipochromes, acide cholalique).

La forme des enclaves qui bleuissent est pour nous de nulle valeur.

Nous ne pouvons guère utiliser dans la pratique courante la propriété qu'ont les matières amylacées de fournir par hydrolyse des sucres réduisant la liqueur de Fehling. Un certain nombre de corps bien différents de l'amidon, tels que les mucines, donnent aussi naissance à des produits qui réduisent la liqueur de Fehling quand on les hydrolyse par l'acide sulfurique. Il resterait l'emploi de l'amylase qui fournirait des sucres réducteurs par hydrolyse des amidons. Cette méthode n'est guère pratique dans les recherches ordinaires de laboratoire.

Il m'a semblé que le procédé le plus commode à employer est encore celui qui est basé sur la formation d'iodure d'amidon, en

ayant soin d'éviter le plus possible les causes d'erreur. Ce dont il faut surtout se méfier chez les Eponges, c'est des lipochromes. Comme ces produits sont solubles dans les dissolvants organiques : éther, chloroforme, alcool, etc., il suffira de faire macérer suffisamment longtemps dans ces liquides les pièces à examiner et de n'essayer l'action de l'iode que lorsque les lipochromes auront été entièrement entraînés. L'emploi de l'éther et du chloroforme n'est cependant pas à conseiller sans réticences. Ces deux substances ne détruisent pas les amylases intracellulaires qui peuvent se trouver chez les éponges (elles déterminent au contraire la dialyse chloroformique de Dastre) et qui pourraient détruire l'amidon. Il vaut mieux se servir d'un mélange d'alcool et d'éther avec lequel cette cause d'erreur n'existe plus, l'alcool détruisant les diastases.

Les résultats changent beaucoup suivant que l'on emploie ou non ces précautions et j'ai constaté dans mes recherches bibliographiques que les auteurs, qui ont trouvé fréquemment de l'amidon chez les éponges examinées à l'état frais, n'en ont plus rencontré lorsque leurs recherches ont porté sur des animaux conservés dans l'alcool. Au sujet des gemmules de *Ficulina ficus* dans lesquelles Carter avait vu des grains d'amidon grisâtres, ovales, avec hile en fente, Topsent [00] dit : « Je n'ai pas reconnu ces grains d'amidon. Il est juste d'ajouter que je n'ai essayé l'action de l'iode que sur des gemmules de spécimens conservés dans l'alcool ».

Toutes les fois que dans des recherches biologiques est soulevée cette importante question de la présence de l'amidon chez les animaux, il serait à souhaiter que le manuel opératoire suivi par les auteurs fût minutieusement expliqué.

Je n'ai pas eu la prétention de vouloir examiner à nouveau tous les types d'éponges chez lesquels la présence de l'amidon a été constatée ; cette recherche m'aurait entraîné trop loin. Moi-même j'ai signalé [01 *b*] la présence de l'amidon chez *Sub. domuncula ;* je n'avais plus obtenu les mêmes résultats après avoir rectifié ma méthode de recherches et employé seulement la réaction à l'iode après macération dans l'alcool-éther. Fidèle cependant à l'opinion communément admise que les éponges élaborent de l'amidon, j'avais émis l'hypothèse qu'il existe peut-être des variations saisonnières dans la teneur de *Suberites* en amidon : il y avait simplement des variations de technique.

Depuis que j'ai été amené à prendre les précautions sur lesquelles j'ai insisté plus haut, je n'ai plus trouvé d'amidon chez les éponges. J'ai expérimenté à ce sujet sur :

Ascetta coriacea	*Reniera simulans*
Sycandra raphanus	*Chalinine*
Syc. compressa	*Stelospongia* sp.
Cydonium gigas	*Bubaris vermiculata*
Suberites domuncula (1)	*Spongelia pallescens*
Tethya lyncurium (2)	*Spong. incrustans*

et sur d'autres *Monaxonides* indéterminées.

Chez une seule espèce, *Spongelia pallescens*, j'ai eu une fois apparition d'enclaves bleues chez quelques cellules ; comme le nombre en a été très faible, j'ai noté la présence de l'amidon chez cette espèce comme douteuse. Il est possible que le lavage à l'alcool-éther n'ait pas été suffisant pour entraîner tout le pigment. D'ailleurs la présence de l'amidon chez cette espèce fût-elle démontrée, il n'y aurait pas encore lieu d'attribuer aux éponges le pouvoir d'amylogenèse. On sait en effet que *Sp. pallescens* est toujours associée à *Oscillatoria spongeliæ* et il est très possible que l'algue cède au spongiaire, normalement ou accidentellement, une partie des hydrates de carbone dont elle effectue la synthèse. J'ai déjà dit avoir observé la phagocytose de l'oscillaire par les cellules de l'éponge ; il n'y aurait rien d'étonnant à ce qu'un examen pratiqué à ce moment montrât de l'amidon à l'intérieur des phagocytes de *Spongelia*.

La conclusion de cette étude me paraît être qu'il n'y a pas lieu d'admettre la présence normale d'amidon chez les éponges. Il est vrai que je n'ai examiné qu'un nombre d'espèces très restreint, mais je crois que l'on peut facilement poser quand même des conclusions générales sur des questions de cette importance. La formation de l'amidon est un fait d'une telle valeur en biologie générale, elle indique un chimisme cellulaire si nettement spécialisé qu'il ne me paraît pas vraisemblable que des genres voisins puissent différer à ce point de vue.

(1) Carter [63] avait trouvé chez cette espèce de l'amidon dans les œufs (gemmules) ; Topsent [00] ne l'y avait pas revu.

(2) Chez cette espèce Topsent [00] n'avait pas retrouvé l'amidon signalé par Keller [78].

Ce résultat concorde d'ailleurs avec ce que nous savons du reste du règne animal. A mesure que les techniques se sont perfectionnées, que les observations sont devenues plus précises, l'amidon animal est devenu de plus en plus problématique, ainsi que la chlorophylle animale. La fonction d'amylogenèse paraît manquer au protoplasma animal.

Je serai beaucoup moins affirmatif en ce qui concerne la présence du glycogène chez les éponges. Krukenberg [80 *b*] n'avait pas pu déceler ce corps chez *S. domuncula*, *T. lyncurium*, *Myxilla fasciculata*, *Chondrosia reniformis*. J'ai fait cette même recherche, avec le même insuccès, sur un certain nombre d'espèces, les mêmes que pour l'amidon (voir plus haut). Cependant *R. simulans* montrait à l'intérieur de ses cellules quelques enclaves rouges très rares. *Chalinine*, après un séjour de 24 heures dans de l'eau iodée, était abondamment recouverte d'un dépôt brun rouge qui se trouvait également en abondance au fond du récipient. Par l'examen microscopique j'ai pu m'assurer que cette coloration était due aux cellules sphéruleuses, aux sphérules libres et à la substance mucilagineuse sécrétée par l'éponge, dont l'étude a été faite plus haut. La couleur n'était pas celle que donne le glycogène dans les mêmes conditions.

Les éponges n'élaborent pas de l'amidon; on n'a pas encore décelé chez elles la présence du glycogène.

GRAISSES

Schulze avait fait remarquer qu'il existe dans l'intérieur des cellules sphéruleuses de *Chondrosia reniformis* une substance à éclat particulier, facilement soluble dans l'éther et l'alcool et qu'il avait comparée à la graisse. A sa suite un certain nombre d'auteurs ont également assimilé à la graisse le contenu des cellules sphéruleuses de nombreux Spongiaires.

Krukenberg [80 *b*] a cherché à extraire des corps gras d'un certain nombre d'éponges en évaporant leurs extraits éthérés sur du papier buvard ; le papier doit rester transparent si l'extrait renferme des graisses. L'auteur n'a pas obtenu de transparence persistante du papier en opérant avec *Chondrosia reniformis*, *Aplysina aerophoba*, *Cydonium gigas*, *Suberites flavus*, *S. massa* et *lobatus*; la

réaction n'a pas été constamment positive avec *S. domuncula*, elle l'a été constamment avec *Spongelia elegans*. Le même auteur n'a pas pu déceler d'alcool cétylique chez les éponges.

En employant un procédé analogue je n'ai pas pu reconnaître la présence de graisse chez *S. domuncula*.

Pour *R. simulans* je me suis servi d'une méthode plus sensible et plus précise. J'ai traité par une solution alcoolique de soude 0 gr. 50 environ d'extrait éthéré de l'éponge. Le mélange est évaporé à siccité au bain-marie, puis repris à l'eau bouillante. Tout ne se dissout pas ; il reste un résidu d'un vert noir. Le liquide est lavé à l'éther ; la couche éthérée est jaune, la couche aqueuse verte. Puis celle-ci se fonce et brunit, à sa surface se forment des grumeaux de matière brune. Après une huitaine de lavages l'éther est toujours coloré. La liqueur savonneuse est alors additionnée d'acide chlorhydrique et lessivée à l'éther ; l'acide décolore la liqueur et augmente le nombre des grumeaux bruns.

L'éther de lavage, évaporé, abandonne un liquide huileux blanc jaunâtre sur lequel flottent quelques gouttelettes brun rougeâtre. Il est évident que la saponification n'a pas été complète, aussi le résidu est-il repris à la potasse alcoolique qui le fait immédiatement brunir; après évaporation au bain-marie le mélange est chauffé encore pendant une heure au bain-marie en présence d'eau distillée. Il se forme un produit brun, insoluble dans la liqueur savonneuse concentrée, mais soluble instantanément dans l'eau distillée.

Le tout, mélangé, est encore lavé à l'éther pendant plusieurs mois. La prise d'essai initiale a subi pendant ces opérations successives le contact d'un litre et demi d'éther et ce dissolvant ne se lasse pas d'entraîner des lipochromes (jaune verdâtre et orangé). J'ai inutilement essayé, pour accélérer cette opération, de saturer de chlorure de sodium la couche aqueuse : le nombre des grumeaux bruns a augmenté, le liquide est resté coloré en rouge brun, et la marche de l'opération n'a pas été activée.

La solution aqueuse saturée de chlorure de sodium a été filtrée, les grumeaux lavés sur le filtre avec une solution également saturée de chlorure de sodium, et le filtre a été projeté dans de l'alcool à 90° bouillant. La dissolution a été pénible. Cette solution a été filtrée, puis évaporée et le résidu, repris à l'eau bouillante, a été additionné de quelques gouttes d'acide sulfurique. Le mélange ainsi obtenu, jaunâtre, a été lavé à l'éther et ce nouveau dissolvant évaporé.

On obtient ainsi un résidu qui doit renfermer, en même temps qu'un peu de lipochrome dont il n'a pas été possible de le débarrasser, les acides gras qui pouvaient exister dans l'extrait éthéré de *R. simulans*. La quantité de matière dont je disposais était trop faible pour se prêter à de nombreuses recherches ; je me suis borné à faire trois essais principaux.

1° Recherche des acides volatils. La masse butyreuse est chauffée avec de l'eau distillée et vingt gouttes d'acide phosphorique. Le distillat est additionné d'un peu d'eau de baryte et évaporé : il se forme quelques cristaux rappelant ceux du butyrate de baryum. L'odeur du distillat était également celle de l'acide butyrique.

2° Recherche de l'acide oléique. Le résidu de la distillation précédente est lavé à l'éther qui entraîne les corps gras et les abandonne de nouveau par évaporation. Le nouveau résidu est longuement bouilli avec un peu de litharge ; l'emplâtre formé est séché, repris à l'éther bouillant et le tout jeté sur le filtre. Le liquide qui traverse celui-ci est traité par de l'acide chlorhydrique qui détermine l'apparition d'un précipité blanc assez intense. Par évaporation il se dépose des gouttelettes jaunâtres qui se foncent un peu par un long chauffage au bain-marie, puis se décolorent à l'air. Nous sommes vraisemblablement en présence d'acide oléique.

3° Les composés plombiques insolubles dans l'éther bouillant et restés sur le filtre sont délayés dans de l'eau distillée, puis traités par un long courant d'hydrogène sulfuré. Le liquide est lavé à l'éther qui, à l'évaporation, abandonne une belle cristallisation de cholestérine. Mélangé à celle-ci, je n'ai vu aucun cristal qui ressemblât à ceux des acides stéarique et margarique.

Au total j'ai pu déceler, en décomposant par la potasse alcoolique l'extrait éthéré de *R. simulans*, l'existence à peu près certaine d'acide butyrique et d'acide oléique, mais je n'y ai trouvé ni acide stéarique ni acide margarique.

La cholestérine, qui semble être déjà intimement alliée aux lipochromes, entre peut-être dans la composition des corps gras de *Reniera*, comparables alors à la lanoline de LIEBREICH ; c'est là une simple hypothèse. Il m'a semblé bien difficile de rechercher la glycérine dans les résidus de l'analyse que j'ai reproduite plus haut. Nous ne savons pas encore s'il existe de véritables glycérides chez les éponges.

CHAPITRE VI.

EXCRÉTION.

Pris dans son sens le plus large, le mot d'excrétion s'applique à des substances bien différentes. Il faut appeler en effet du nom d'excreta aussi bien les produits non alimentaires qui sont rejetés par les oscules, après avoir traversé tout le système aquifère et subi peut-être un essai d'absorption au niveau des choanocytes, que les produits de désassimilation résultant du fonctionnement normal des cellules vivantes. Il faut y joindre aussi les cellules mortes, les débris de tissus que le courant exhalant entraîne avec lui.

Un de ces produits de désassimilation est connu d'avance, il est gazeux : c'est l'acide carbonique. Il n'en sera pas question dans ce travail ; son étude doit être faite avec celle de cette branche des fonctions de nutrition que l'on appelle la respiration et que je n'ai pas abordée dans ces recherches. Je tiens à le rappeler cependant à cause d'une observation de Loisel [98]. Cet auteur, au cours de ses recherches variées sur la physiologie des éponges, a constaté qu'une aiguille de fer mise au voisinage d'une éponge ne tardait pas à se rouiller, surtout du côté qui regardait l'animal. Loisel avait cru pouvoir conclure de cette expérience à la sécrétion par l'éponge d'une substance oxydante, d'une oxydase. A mon avis il faut attribuer le phénomène constaté à l'action de l'acide carbonique exhalé par les éponges. Il faut admettre en effet qu'il y a un dégagement continuel d'acide carbonique par toute la périphérie de l'éponge. On ne peut accepter l'opinion de ces auteurs qui, séduits par l'importance des choanocytes dans la vie des Spongiaires, leur ont confié l'apanage presque exclusif de la plupart des fonctions de nutrition, respiration comprise. Certainement les choanocytes respirent, mais ils respirent pour leur compte ; ils ne sont pas chargés d'extraire de l'eau de mer l'oxygène nécessaire aux autres cellules de l'animal. Chaque cellule de l'association absorbe pour son compte de l'oxygène et rejette autour d'elle de l'acide carbonique. Si au total la plus grande quantité de celui-ci est

dégagée au niveau de l'oscule, il y a néanmoins par toute la surface de l'éponge exhalation d'acide carbonique provenant des cellules de revêtement et de celles qui leur sont immédiatement voisines. C'est là, selon toutes les apparences, l'origine de la réaction observée par Loisel.

En examinant des coupes à main levée, faites sur des *R. simulans* gorgées de charbon pendant trois heures, puis mises dans de l'eau de mer pure pendant un temps variable, on constate la présence dans le système exhalant de véritables bols fécaux. Ce sont des amas plus ou moins volumineux de particules charbonneuses, agglutinées entre elles par une substance hyaline. On peut assister à leur formation dès les chambres flagellées, où un certain nombre de choanocytes rejettent les grains de charbon primitivement ingérés. La masse va croissant à mesure qu'elle progresse dans le système exhalant et elle épouse la forme des canaux qu'elle traverse. On retrouve les bols fécaux dans le cristallisoir qui renferme l'éponge ; ils offrent les plus grandes analogies avec certains cylindres urinaires, les plus gros sont bien visibles à l'œil nu.

Au microscope on peut constater que les corpuscules de charbon qui composent ces masses sont entremêlés de débris de tous genres, ayant fréquemment la dimension des sphérules de cellules sphéruleuses et sont en forme de bâtonnets ou polygonaux, vaguement arrondis, etc. On y trouve aussi des cellules sphéruleuses entières, des pinacocytes dégénérés, des débris du kératode d'union des spicules, des spicules entiers ou brisés, des spicules d'autres éponges, des fragments entiers de l'animal, sans doute eschares dont la production est due aux traitements brutaux subis par l'éponge pendant et après la pêche. Des carapaces de diatomées s'y rencontrent également, ainsi que des fragments végétaux parfois très volumineux et une foule de débris impossibles à reconnaître.

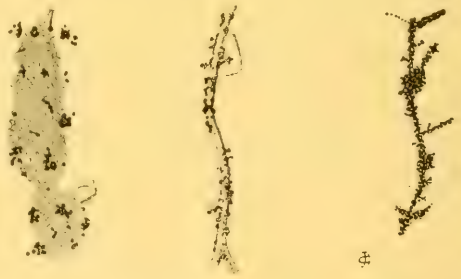


Fig. 10. — Bols fécaux de *R. simulans* après l'alimentation au charbon. Le bol de gauche est très pauvre en charbon. Gross. 800 d.

Les bols fécaux se montent facilement dans la glycérine ; l'addition d'acide acétique fait disparaître un certain nombre de débris, en même temps que se montrent des bulles de gaz, d'acide carbonique vraisemblablement. Chez certains débris plus volumineux l'acide acétique détermine une formation confuse en sphérocristaux. Sous l'influence du même acide la substance hyaline se transforme en un précipité fibrillaire qui englobe les corps étrangers et se diffuse hors des cylindres.

Montés dans l'alcool, quelques-uns des fragments qui entrent dans la composition de ces masses prennent des aspects très nets en couches concentriques. L'alcool éosiné colore mal la substance hyaline, bien les débris de kératode, les résidus cellulaires (cellules sphéruleuses, pinacocytes) ainsi que des débris innommables.

Cet examen superficiel décèle donc la présence parmi les excreta solides à la fois de corps qui ont simplement traversé le système aquifère et sans intérêt pour nous (débris végétaux, etc.), de substances qui ont été rejetées après avoir été ingérées, véritables résidus alimentaires (carmin, charbon, etc.) et de débris animaux provenant de l'éponge elle-même. Retenons surtout la présence de cellules sphéruleuses et de sphérules ; nous avons déjà étudié l'évolution des cellules sphéruleuses.

Pour Hæckel [72] et Lendenfeld [83] les cellules excrétrices seraient les choanocytes. Metschnikoff [79] a constaté que les cellules mésodermiques d'*Ascetta primordialis* rejettent dans le liquide ambiant le carmin dont elles étaient bourrées. Je ne cite que pour mémoire Mastermann qui paraît avoir opéré sur des éponges en pleins phénomènes asphyxiques. Bidder [92] ayant traité par le carmin d'indigo un certain nombre d'éponges calcaires, a admis que les cellules qui sont bleues après quelques heures sont excrétrices ; il attribue cette fonction aux cellules ectodermiques, ses cellules *flash shaped* et aux cellules dites de Metschnikoff. Celles-ci seraient des choanocytes transformés ayant envoyé des prolongements dans toute l'épaisseur de l'éponge, de manière à relier l'ectoderme à l'endoderme ; ces cellules recueilleraient les produits de déchet des cellules digestives et les verseraient d'un côté ou de l'autre, par le moyen d'ouvertures spontanées à l'extrémité de leurs prolongements. Les pores efférents résulteraient de la destruction partielle des cellules excrétrices primitives. Ces cellules de Metschnikoff avaient été rangées par Topsent parmi ses

cellules sphéruleuses et regardées par lui comme organes de réserve ; MINCHIN en a fait ses porocytes.

TOPSENT avait admis depuis assez longtemps déjà que les produits d'excrétion doivent être rejetés par les ouvertures transitoires que ménageraient les contractions des pinacocytes. LOISEL a vu que les spongoblastes de *R. Ingalli* peuvent détacher brusquement des sphérules de leur périphérie ; dans la substance intercellulaire ces sphérules gardent pendant un certain temps leur contour et leur aspect. Pour lui la substance fondamentale, physiologiquement comparable à la lymphe des animaux supérieurs, peut se débarrasser elle-même des produits à rejeter qui seraient drainés par tout un système de fins canalicules et de lacunes essentiellement instable, puis poussés peu à peu vers les surfaces externe et interne par des contractions de la substance fondamentale aidées des contractions cellulaires. Le même auteur ayant fait ingérer à des éponges (*R. Ingalli* et *Spong. fluviatilis*) des substances colorantes dissoutes, n'admet pas que les cellules flagellées rejettent directement la couleur ingérée : elles la feraient passer dans la substance fondamentale. Il accorde cependant ce mode d'excrétion aux cellules de revêtement.

Je ne sais pas jusqu'à quel point les expériences avec les matières colorantes nous enseignent toujours d'une façon certaine quels sont les organes d'excrétion d'un animal ; il me suffit de rappeler les mémorables expériences de FLOURENS constatant la teinte rouge que prennent les os des animaux auxquels on fait manger de la garance. On peut cependant d'une manière générale accorder quelque confiance à cette méthode de recherches quand on a la précaution de varier beaucoup les substances employées. Il est bien difficile néanmoins de discuter les résultats obtenus avec les colorants dissous. Lorsque le colorant est sensiblement inoffensif pour l'éponge en expérience, il pénètre partout et on le trouve dans toutes les cellules ; on ne peut pas fixer par quel point s'est faite l'absorption, on ne déterminera guère mieux quel sera le lieu de l'élimination. Il n'y a pas eu absorption à proprement parler, il y a eu simple imprégnation ; il n'y aura pas d'élimination typique, il y aura désimprégnation si l'on peut ainsi dire. Que quelques cellules gardent la couleur plus longtemps que les autres, par suite d'une électivité spéciale par exemple, on ne devra pas accorder à celles-ci une fonction excrétrice.

Je me demande également pourquoi Loisel refuse aux choanocytes le pouvoir de rendre à l'eau ambiante la matière colorante par laquelle ils se sont laissé imprégner pour un temps ; l'opinion contraire est beaucoup plus logique. J'ai d'ailleurs pu observer le rejet dans l'eau de mer, par des choanocytes de *Syc. raphanus* ayant absorbé du tournesol, de deux sphérules bleues renfermant chacune un point fortement bleu. Ces sphérules ont été émises par l'espace annulaire compris entre le flagellum et la collerette. On sait que c'est en ce point également que, suivant certains auteurs, se ferait l'excrétion chez les Choanoflagellés.

On a discuté à plus d'une reprise pour savoir si les choanocytes possèdent ou non une vésicule pulsatile. Je ne crois pas qu'il en soit ainsi à proprement parler ; toutefois en surveillant assez longtemps des choanocytes, dans des dissociations de *Syc. raphanus*, j'ai pu constater que certaines des vésicules qu'ils renferment peuvent augmenter de volume, ou se fragmenter, et cheminer dans le corps de la cellule.

Les expériences d'alimentation avec les matières solides fournissent des résultats plus précis, et c'est à la suite de recherches dans cette direction que Lendenfeld a fait des choanocytes les organes de l'excrétion. J'ai pu voir aussi chez des éponges (*R. simulans*) nourries au carmin ou au charbon, puis placées dans l'eau pure, formation dès les corbeilles vibratiles des bols fécaux que j'ai signalés. La substance hyaline qui agglutine les corpuscules solides indique vraisemblablement qu'il y a eu ingestion préalable par les choanocytes et que les choanocytes les ont ensuite abandonnés. Lorsqu'une substance n'est pas alimentaire elle est rejetée en certaine quantité par les cellules à collerette qui s'en étaient emparées, le reste est transporté par les amibocytes. Ces particules seront en plus ou moins grande abondance déversées directement dans la substance fondamentale, d'où elles seront expulsées vers les canaux ; une partie sera excrétée par les cellules sphéruleuses dont nous avons déjà suivi l'évolution. Un certain nombre de grains colorés restent assez longtemps dans l'intérieur des amibocytes qui paraissent venir aussi les rejeter dans les canaux. On sait que chez les Echinodermes les amibocytes chargés de corps étrangers vont s'éliminer au dehors de l'animal ; ce mode d'excrétion me paraît être d'importance très secondaire chez les éponges, et il m'a semblé que chez celles-ci les amibocytes viennent plutôt

vider leur contenu dans les canaux que s'excréter eux-mêmes.

Ces expériences, malheureusement, ne nous mettent pas entièrement dans les conditions normales de vie des animaux. Leurs cellules mésogléiques n'ont pas à lutter d'ordinaire contre l'envahissement extrême de corps étrangers que nous obtenons dans les alimentations artificielles avec les poudres colorées, et il est possible que nous obtenions dans ces expériences des actions anormales, telles que l'excrétion par des amibocytes typiques, qui ne se produisent peut-être pas au cours de la vie régulière de l'individu.

Je préfère insister sur les observations suivantes. En relatant mes expériences d'alimentation avec des tubes de PFEFFER remplis de gélatine colorée au charbon, j'ai fait remarquer que l'ingestion des particules charbonneuses par les chambres pouvait être constatée aussi bien que leur rejet. En voyant dans l'intérieur d'un tube une cellule amiboïde qui rejetait des grains de charbon pour les reprendre quelques secondes plus tard, une autre qui rejetait des sphérules hyalines, on avait la sensation absolue que les faits doivent se passer de façon identique dans l'intérieur du corps de l'animal. Dans des dissociations de *Syc. raphanus* j'ai pu observer une cellule migratrice qui a successivement rejeté trois sphérules à peu près sphériques (1). Il s'agissait évidemment de produits d'excrétion dont la cellule se débarrassait devant elle, au hasard.

Après METSCHNIKOFF et LOISEL j'ai donc vu que les cellules mésogléiques émettent des sphérules ; je crois pouvoir admettre avec eux que la marche des faits est identique chez l'animal intact et que les cellules mésogléiques rejettent leurs excreta dans la substance interstitielle. Les expériences de METSCHNIKOFF et les miennes ne prouvent cependant pas définitivement que l'émission des sphérules ne se fait pas uniquement sur les parois des canaux, car il serait possible que l'eau de mer baignant les cellules dissociées produisît sur elles de fausses sensations, leur donnât l'illusion des canaux,

(1) Ces sphérules ont conservé dans l'eau de mer à la fois leur forme et la netteté de leurs contours. Elles ont d'abord fait lentement saillie sur le bord de la cellule, puis ont été brusquement éjectées. Leur émission n'a eu aucun rapport avec les points de la circonférence où se formaient les pseudopodes. La cellule en question était très active. Au sujet de l'amibocyte de *S. domuncula*, observé dans un tube de PFEFFER renfermant de la gélatine au charbon et dont j'ai déjà raconté l'histoire, j'ai observé qu'après l'émission des sphérules la cellule, engourdie jusque-là, recouvra brusquement une grande activité de déplacement.

s'il est permis d'employer de telles expressions pour désigner de simples influences physico-chimiques. L'observation de Loisel n'est pas passible de la même critique, car on ne peut pas attribuer aux spongoblastes des facultés migratrices. D'ailleurs les faits de clasmatose, de désagrégation que subissent les cellules sphéruleuses en plein tissu de l'éponge viennent encore à l'appui de cette manière de voir.

Si l'on veut envisager l'ensemble des voies excrétrices par lesquelles sont rejetés les excreta solides, il faut donc commencer au milieu de la masse mésogléique et chercher leur véritable origine dans les espaces intercellulaires. Ceux-ci ont naturellement une forme essentiellement variable ainsi qu'une existence transitoire en un point déterminé ; de même leur débouché entre les cellules de revêtement est variable également et réglé par les contractions des pinacocytes. Au point de vue physiologique le courant lacunaire exhalant n'en joue pas moins un rôle très important dans la vie du Spongiaire et l'on peut dire que le système excréteur des éponges prend son origine dans l'ensemble, remanié sans cesse, des espaces intercellulaires et se continue par les canaux exhalants.

En résumé, je regarde comme suffisamment démontrées les propositions suivantes :

Les cellules mésogléiques (amibocytes, spongoblastes, etc.) rejettent leurs produits de désassimilation, sous forme de sphérules, dans la substance interstitielle qui les expulse graduellement.

Les sphérules usées des cellules sphéruleuses clasmatosées sont expulsées par la substance fondamentale ; un certain nombre de sphéruleuses vont s'éliminer d'elles-mêmes au niveau des canaux.

Les choanocytes excrètent directement dans les chambres.

Après l'ingestion de produits inertes les choanocytes rejettent dans les chambres une grande quantité de ceux-ci. Les cellules sphéruleuses entraînent dans leur élimination quelques-unes des particules qui ont été déversées dans la substance fondamentale. La plus grande quantité de celles-ci, après avoir été transportée dans tout l'organisme par les amibocytes, est directement expulsée par la substance interstitielle ; quelques-unes sont transportées jusqu'aux canaux par les amibocytes qui les y rejettent.

NATURE DES PRODUITS DE DÉSASSIMILATION.

Un point méritait d'être éclairci : c'est la nature des produits azotés de désassimilation. KRUKENBERG [80 *b*] avait recherché en vain la présence de l'acide urique chez *Myœilla fasciculata*, *Tethya lyncurium*, *Euspongia adriatica*. Dans l'extrait aqueux de *Sub. domuncula* [88] il n'avait trouvé ni corps de la série acétique, ni indol, ni indican. A côté de ces expériences il faut citer quelques opinions théoriques : GRIFFITHS admet que la manière dont les éponges corrompent l'eau où elles vivent indique l'excrétion d'une substance azotée. BIDDER [92] suppose que les grains jaunes sécrétés par les cellules de Metschnikoff et les cellules *flash shaped* des Calcaria appartiennent au groupe de la spongine ; cette excrétion serait utilisée par les éponges cornées qui la feraient servir à l'édification de leur squelette.

Je ne puis laisser passer sans protestation cette phrase de BIDDER. La spongine ne doit pas être considérée comme un produit d'excrétion des éponges ; à mon avis on ne peut la regarder que comme un produit de sécrétion. L'idée même d'excrétion s'associe dans notre esprit à celle de substances nuisibles ou simplement inutiles, qui doivent être éliminées. Les produits de désassimilation sont à molécule relativement peu complexe, la destruction des substances dont elles dérivent ayant fourni la quantité de calorique qu'exige le fonctionnement vital de l'organisme. Avec la spongine, au contraire, nous avons un composé à formule très compliquée, de composition assez voisine des albuminoïdes proprement dits qui composent le protoplasma vivant. La molécule de la spongine est plus lourde que celle des peptones ; elle a été constituée par synthèse, avec absorption de chaleur, aux dépens des peptones ou des corps plus simples encore qui résultent de l'action des sucs digestifs sur les aliments. Il s'agit donc d'un produit d'élaboration, résultat d'une sécrétion parfaitement caractérisée. Il me paraît impossible de faire de la spongine un produit d'excrétion, de désassimilation.

J'ai essayé à de nombreuses reprises, et sans succès, de caractériser l'urée chez *S. domuncula*, *R. simulans*. Avec les sucs de ces deux éponges, déféqués au sous-acétate de plomb, on obtient bien le dégagement de quelques bulles gazeuses par l'hypobromite de soude, mais en évaporant les liquides au bain-marie, puis

reprenant par l'acide azotique je n'ai jamais eu formation d'un seul cristal rappelant ceux de l'azotate d'urée. Aussi est-il probable que le léger dégagement d'azote que j'ai signalé provenait de quelque composé azoté différent de l'urée.

En évaporant au bain-marie du suc de *Chalinine*, en reprenant le résidu par un peu d'acide azotique et faisant évaporer, on obtient un résidu jaune brun qui rougit fortement par l'ammoniaque. Le rouge n'est pas celui de la murexide : la teinte est à la fois plus orangée et plus brune, elle fonce par addition de potasse. Il ne s'agit donc pas d'acide urique, peut-être cependant de quelque corps de la même famille. N'oublions pas toutefois que les corps de la série urique ne sont pas les seuls à rougir par l'action successive de l'acide azotique chaud et de l'ammoniaque.

Je n'ai pu trouver d'acide urique ni chez *S. domuncula*, ni chez *R. simulans* ; la réaction de la murexide s'est constamment montrée négative, l'évaporation en présence d'acide chlorhydrique n'a pas fourni les cristaux caractéristiques ; il est vrai que les cristaux de chlorure de sodium étaient très gênants pour cette recherche.

Le liquide d'où j'avais précipité par l'alcool les diastases de *R. simulans* a été concentré, puis a servi aux réactions suivantes :

1° Par le nitroprussiate de soude et la soude caustique la coloration violette que donne l'indol n'apparaît pas ; il n'y a pas de bleuissement en ajoutant ultérieurement un acide;

2° En ajoutant à ce liquide du nitroprussiate de soude, de la soude, de l'acide acétique et en faisant bouillir, le mélange ne passe pas au violet comme dans le cas où il aurait renfermé du scatol;

3° Par l'hypochlorite de soude et l'acide chlorhydrique, avec addition de chloroforme, aucune coloration bleue, donc pas d'indican.

4° L'acide picrique en solution saturée, ajouté au liquide à parties égales, détermine l'apparition d'un précipité brun, plutôt granuleux que cristallin, renfermant cependant quelques rares aiguilles;

5° Bouillie avec de la potasse caustique, la liqueur dégage des vapeurs qui bleuissent le papier de tournesol.

Du suc de *Sub. domuncula*, longuement bouilli avec de l'acide chlorhydrique, puis neutralisé au carbonate de soude et additionné de perchlorure de fer, n'a fourni aucun précipité de benzoate. La liqueur primitive ne renfermait donc pas d'acide hippurique. Je dois signaler qu'en faisant cette réaction le sel de fer s'est coloré en rouge ; l'absence des corps de la série acétique chez cette espèce serait donc moins absolue que ne l'assure KRUKENBERG.

J'avais déjà indiqué [01 *b*] que *S. domuncula* doit la plus grande partie de son odeur à des produits volatils, arrêtés par l'acide sulfurique et libérés par la potasse, possédant par conséquent des propriétés alcalines. Je n'avais employé à leur sujet le mot d'amines qu'avec des réticences, car les expériences n'avaient pas été surveillées d'assez près. Je les ai reprises.

1.650 gr. de *S. domuncula* vivants, soigneusement incisés, ont été additionnés de 2 litres d'eau distillée pour faire éclater leurs cellules et de 10 gr. d'acide tartrique pour retenir les bases volatiles. Le tout a été évaporé au bain-marie, puis placé dans l'étuve à 100°. Ensuite la masse, triturée au mortier, a été mise à macérer pendant 3 jours dans de l'alcool à 90°, puis traitée par de l'alcool dans un appareil à déplacement. Trois litres d'alcool ont été ainsi employés. Le liquide est évaporé au bain-marie, le résidu repris à l'eau bouillante. Cette nouvelle solution, renfermant les tartrates des bases volatiles, est additionnée de potasse caustique et distillée. Les vapeurs sont reçues dans de l'acide chlorydrique.

En évaporant au bain-marie la liqueur chlorhydrique, j'ai obtenu dans la capsule un dépôt de chlorhydrates parmi lesquels celui d'ammoniaque en abondance. En reprenant par quelques centimètres cubes d'alcool absolu, j'ai pu éliminer la plus grande partie de ce dernier sel. Cette solution alcoolique a été encore évaporée, le résidu dissous dans un peu d'eau distillée et additionné de chlorure de platine. Les chloroplatinates ont été obtenus par l'évaporation dans un exsiccateur à acide sulfurique, ce sont des cristaux assez volumineux, dérivés de l'octaédre. Ils n'étaient pas assez abondants pour que leur analyse pût être faite.

J'ai essayé la réaction de FLORENCE, qui sert à caractériser les bases choliniques, sur le suc de *Chalinine*, de *S. domuncula* et de *Cydonium gigas*, et sur le suc de ces deux dernières espèces fortement concentré par évaporation. Le résultat a été entièrement négatif.

CONCLUSIONS.

Voici, brièvement résumées, les conclusions qui se dégagent des recherches précédentes.

La digestion est intracellulaire chez les Eponges. La manière dont les choanocytes s'emparent des aliments permet de les regarder comme étant des sortes de phagocytes fixés. En montrant expérimentalement que ces cellules ingèrent les grains d'amidon et les bactéries qui passent à leur portée, je pense avoir aidé à prouver que les éponges se nourrissent en grande partie de particules solides en suspension dans l'eau.

Chez les Calcaria la digestion se fait à l'intérieur des choanocytes ; chez les Incalcaria il est vraisemblable que ce sont surtout les cellules mésogléiques qui digèrent.

Cette digestion est effectuée par des diastases analogues à celles qui sont déjà connues. J'ai montré que les diastases d'un certain nombre d'éponges coagulent le lait ; je n'ai pas obtenu la coagulation de la pectine.

Les albuminoïdes sont hydrolysés, chez toutes les espèces que j'ai examinées, par un ferment, la subéripsine, appartenant au groupe de la trypsine ; il y a production de tyrosine, sans tryptophane. Quelques espèces paraissent avoir une pepsine surajoutée au ferment basophile. La bactériolyse peut être obtenue in vitro avec les diastases de *R. simulans*.

Les hydrates de carbone (amidon, saccharose, raffinose), les corps gras sont hydrolysés par les sécrétions d'un certain nombre de Spongiaires. Le salol, l'amygdaline, la gomme arabique, la cellulose, la gélose n'ont pas été attaqués par les diastases de l'unique espèce que j'ai étudiée à ce point de vue.

Les faibles réactions d'oxydation ne me permettent pas de conclure à la sécrétion de diastases oxydantes appartenant au groupe de la laccase ; par contre un certain nombre d'espèces possèdent de la tyrosinase. Je rappelle que les gemmules de *Suberites domuncula* sont plus riches en manganèse et possèdent un pouvoir oxydant plus marqué que les tissus adultes de la même espèce ; elles ne semblent pas renfermer de la tyrosinase.

J'ai pu constater la sécrétion d'une mucine qui a de grandes analogies avec les mucines des autres animaux. L'étude des pigments nous a conduits à envisager de près la nature des lipochromes; mes recherches confirment les observations de KRUKENBERG au sujet de la parenté qui existe entre les lipochromes et la cholestérine. Les lipochromes sont peut-être accompagnés de très faibles quantités de lécithines.

L'étude des cellules sphéruleuses devait terminer l'examen des sécrétions des éponges; ces corps nous apparaissent en effet comme jouant un véritable rôle glandulaire. Leur évolution a été suivie et nous avons assisté à leur naissance aux dépens des cellules migratrices, puis à leur destruction, soit en pleins tissus par un processus analogue à celui de la clasmatose, soit au niveau des canaux aquifères.

Ayant rayé l'amidon de la liste des substances de réserve des éponges, je n'ai pas pu déceler chez elles de glycogène. *R. simulans* semble renfermer de l'acide butyrique et de l'acide oléique.

Au sujet de l'excrétion j'ai pu établir que l'azote résiduel de ces animaux s'élimine pour une notable partie sous forme d'ammoniaques composées; je n'ai pas observé de bases choliniques libres. Quant aux résidus alimentaires, ils sont excrétés de différentes manières: les choanocytes rejettent directement dans l'eau de circulation ceux qu'elles renferment. La plus grande partie de ceux qui sont dans la mésoglée est expulsée par la substance fondamentale; un certain nombre sont portés aux canaux par les amibocytes, quelques-uns par les cellules sphéruleuses.

En refusant d'accorder aux Eponges le pouvoir d'élaborer de l'amidon, je crois resserrer davantage les liens qui réunissent leurs processus biologiques à ceux du reste du règne animal. Leur digestion intracellulaire s'accorde avec toutes les données de l'anatomie pour faire ranger les Spongiaires vers le bas de l'échelle animale et pour marquer leur place à côté des Cœlentérés proprement dits.

Leur simplicité d'organisation permet cependant une certaine complication dans le travail physiologique, et l'étude de leur nutrition nous a fait assister à des phénomènes de transport qui ne sont pas sans analogie avec ce qui se passe chez les animaux

supérieurs. Je me suis efforcé de mettre en lumière cette notion qu'avaient déjà fortement contribué à établir les travaux de Topsent et de Loisel.

Nous avons vu quel rôle joue la substance fondamentale et l'importance des phénomènes dont elle est le siège. D'une extrême variabilité de forme, changeant constamment de consistance et d'aspect, sous le jeu des modifications physico-chimiques qui se passent à son intérieur, on peut admettre, je l'ai déjà indiqué, qu'un double courant la parcourt. D'abord un courant lacunaire inhalant, apportant avec lui l'eau de mer et les principes solubles qui viennent renouveler le milieu intérieur ; en deuxième lieu un courant lacunaire exhalant qui entraîne les déchets, les sphérules libres, etc. Ce double courant est inconstant en un lieu donné, et sa rapidité et sa force sont essentiellement variables. A certains moments il est comparable aux courants osmotiques et est réglé par de simples phénomènes de tension superficielle ; à d'autres il devient d'une réelle énergie lorsque sa force est augmentée par les contractions des cellules voisines.

Ces courants représentent pour nous, sous la forme la plus élémentaire possible, les courants analogues qui parcourent chez les animaux supérieurs les systèmes lymphatique et chylifère et le système excréteur. Ils représentent en quelque sorte l'ébauche de ces systèmes et nous montrent comment, au point de vue phylogénétique, on peut passer des simples agrégats de cellules aux systèmes les mieux différenciés. Rendons permanents les courants qui traversent la substance fondamentale des Spongiaires, recouvrons de cellules les cavités qu'ils traversent, et nous aurons réalisé la disposition qui se montre chez les Cœlomates les plus évolués.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

Biologie des Spongiaires.

1883. Balfour, C. — Traité d'embryologie et d'organogénie comparée, T. I.

1888. Bidder, G. — Preliminary note on the Physiology of Sponges. *Proc. Phil. Soc. Cambridge*, T. VI.

1892*a*. Bidder, G. — Note on Excretion in Sponges. *Proc. Roy. Soc. London.*, T. LI.

1892*b*. Bidder, G. — On the Flash-shaped Ectoderm and Spongoblasts in one of the Keratosa. *Proc. Roy Soc. London*, T. LII.

1895. Bidder, G. — The collarcells of Heterocœla. *Quart. Journ. Micr. Soc.*, T. XXXVIII.

1901. Bohn, G. — L'évolution du pigment. *Collection Scientia.*

1852. Bowerbank, J. S. — On the ciliary action in Spongiadæ. *Trans. Microscop. Soc.*, T. III.

1856. Bowerbank, J. S. — On the vital powers of the Spongiadæ. *Rep. Brit. Assoc. Advanc. Science.*

1864. Bowerbank, J. S. — A monograph of the british Spongiadæ.

1856. Carter, H. J. — Notes on the Freshwater Infusoria of the Island of Bombay. *Ann. and Mag. Nat. Hist.* (2), T. XVIII.

1857. Carter, H. J. — On the ultimate structure of Spongilla and additional Notes on Freshwater Infusoria. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (2), T. XX.

1863. Carter, H. J. — On the presence of starch-granules in the ovum of the marine Sponges, and on the ovigerous layer of *Sub. domuncula. Ann. Mag. Nat. Hist.*, T. XII.

1870. Carter, H. J. — On the ultimate structure of marine sponges. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (4), T. VI.

1871. Carter, H. J. — A description of two new Calcisponges, etc. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (4), T. VIII.

1901*a*. Cotte, Jules. — Notes sur les diastases du *Suberites domuncula. C. R. Soc. Biol.*, T. LIII.

1901*b*. Cotte, Jules. — Notes biologiques sur le *Sub. domuncula. Thèses Fac. Méd. Paris.*

1902*a*. Cotte, Jules. — Note sur le mode de perforation des Cliones. *Réun. Biol. Marseille*, T. I; in *C. R. Soc. Biol.*, T. LIV.

1902*b*. Cotte, Jules. — Sur quelques phénomènes dégénératifs observés chez *Sycandra raphanus. Congr. Ass. Fr. Avanc. Sc. Montauban.*

1902*c*. Cotte, Jules. — Comment les choanocytes de *Syc. raphanus* absorbent-ils les particules alimentaires. *Réun. Biol. Marseille*, T. I; in *C. R. Soc. Biol.*, T. LIV.

1902*d*. Cotte, Jules. — Note sur la nature des produits de désassimilation chez les Spongiaires. *Réun. Biol. Mars.*, T. I ; in *C. R. Soc. Biol.*, T. LIV.

1903*a*. Cotte, Jules. — Sur la présence de la tyrosinase chez *S. domuncula*. *Réun. Biol. Mars.*, T. II ; in *C. R. Soc. Biol.*, T. LV.

1903*b*. Cotte, Jules. — Sur la présence du manganèse et du fer chez les éponges. *Réun. Biol. Mars.*, T. II ; in *C. R. Soc. Biol.*, T. LV.

1891. Delage, Y. — Sur le développement des Éponges (*Spongilla fluviatilis*). *C. R. Ac. Sc.*, T. CXIII.

1892. Delage, Y. — Embryogénie des Eponges. Développement postlarvaire des Éponges siliceuses et fibreuses marines et d'eau douce. *Arch. Zool. Exper.* (2), T. X.

1899. Delage, Y. et Hérouard. Traité de Zoologie concrète, T. II.

1891. Dendy, A. — A monograph of the Victorian Sponges. I. The organisation and classification of the Calcarea Homocœla. *Trans. Roy. Soc. Victoria*, T. III.

1878. Frédéricq, L. — La digestion des matières albuminoïdes chez quelques Invertébrés. *Arch. Zool. Exp.*, T. VII.

1892. Griffiths, A. B. — The physiology of the Invertebrata.

1872. Hæckel, E. — Die Kalkschwämme.

1886. Heider, K. — Zur Metamorphose der *Oscarella lobularis*. *Arb. Zool. Instit. Wien*, T. VI.

1901. Ijima, J. Studies on the Hexactinellida (Euplectellidæ). *Journ. Coll. Sc. Japan Tokyo*, T. XV.

1866. James-Clark, H. — On the Spongia ciliata as Infusoria ciliata, etc. *Memoirs Boston Soc. Nat. Hist.*, T. I.

1878. Keller. — Ueber den Bau von *Reniera semitubulosa*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, T. XXX.

1880. Keller. — Studien über Organisation u. Entwickelung der Chalineen, *Zeitschr. wiss. Zool.*, T. XXXIII.

1878. Krukenberg, C. Fr. W. — Vergleischend-physiologische Beiträge zur Kenntniss des Verdauungsvorgangs. *Unters. d. physiol. Inst. Univ. Heidelberg*, T. II.

1879. Krukenberg, C. Fr. W. — Ueber die Enzymbildung in den Geweben u. Gefässen der Evertebraten. *Unters. physiol. Inst. Univ. Heidelberg*, T. II.

1880*a*. Krukenberg, C. Fr. W. — Vergleichend-physiologische Studien an den Küsten der Adria. I Abth.

1880*b*. Krukenbebg, C. Fr. W. — Vergleichend-physiologische Studien an den Küsten der Adria. II Abth.

1880*c*. Krukenberg, C. Fr. W.— Vergleichend-physiologische Studien zu Tunis, Mentone u. Palermo. III Abth.

1882*a*. Krukenberg, C. Fr. W.— Vergleichend-physiologische Studien. 2 Reihe. I Abth.

1882*b*. Krukenberg, C. Fr. W.— Vergleichend-physiologische Studien. 2 Reihe. II Abth.

1882*c*. Krukenberg, C. Fr. W.— Vergleichend-physiologische Studien. 2 Reihe. III Abth.

1882*d*. Krukenberg, C. Fr. W.— Vergleichend-physiologische Vorträge. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung.

1888. Krukenberg, C. Fr. W.— La rétention de l'urée chez les Sélaciens, etc. *Ann. Mus. Hist. Nat. Mars. (Zoologie),* T. III.

1883. Lendenfeld, R. von. — Ueber Cœlenteraten der Südsee. 2 Mitth. Neue Aplysinidæ. *Zeitschr. wiss. Zool.*, T. XXXVIII.

1884. Lendenfeld, R. von. — The digestion of Sponges effected by Ectoderm or Entoderm? *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales,* T. IX.

1889. Lendenfeld, R. von. — Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. *Zeitschr. wiss. Zool.*, T. XLVII. — Id. in *Biologisches Centralblatt,* 1890.

1896. Lendenfeld, R. von.— Die Clavulina der Adria. *Nova Acta Ac. German.* T. LXIX.

1897. Lendenfeld, R. von. — Der Thierstam der Spongien. *Zool. Gartn.*, T. XXXVIII.

1856. Lieberkühn, N. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Spongien. *Müller's Archiv. f. Anat. u. Physiol.*

1857. Lieberkühn, N.— Beiträge zur Anatomie der Spongien. *Arch. Anat. Physiol.*

1897. Loisel, G. — Contribution à la physiologie et à l'histologie des Eponges. *C. R. Soc. Biol.*, T. XLVII.

1898*a*. Loisel, G. — Contribution à l'histophysiologie des Eponges. *C. R. Soc. Biol.*, T. XLVIII.

1898*b* Loisel, G. — Contribution à l'histophysiologie des Eponges. *Journ. Anat. Physiol.*, T. XXXIV. — In *Arch. Zool. Exp.* (3), T. VI (Topsent).

1900. Mac Munn. — On Spongioporphyrin, the Pigment of *Sub. Wilsoni. Quart. Journ. microsc. Sc.* (N. S.), T. XLIII.

1894-5. Mastermann, A.-E. — On the nutritive and excretory Processes in Porifera. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (6), T. XIII, T. XIV.

1881. Mérejkowsky, C. de.— Sur la tétronérythrine dans le règne animal et sur son rôle physiologique. *C. R. Ac. Sc.*, T. XCIII.

1883. Mérejkowsky, C. de. — Nouvelles recherches sur la zoonérythrine et autres pigments animaux. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, T. VIII.

1879. Metschnikoff, E. — Spongiologische Studien. *Zeitschr. wiss. Zool.*, T. XXXII.

1882. Metschnikoff, E. — Leçons sur la pathogénie comparée de l'inflammation.

1868. Miklucho Maclay, N. — Ueber den cœlenterischen Apparat der Schwämme. *Ien. Zeitschr. Med. u. Nat.*, T. IV.

1883. Poléjaeff, N. — Report on the Calcarea collected by H. M. S. Challenger, T. VIII.

1864. Schmidt, O. — Supplement der Spongien des Adriatischen Meeres.

1888. Sollas, W. J. — Report on the Tetractinellida collected by H. M. S. Challenger, T. XXV.

1887. Topsent, E. — Contribution à l'étude des Clionides. *Arch. Zool. Exp.* (2), T. V *bis*.

1898. Topsent, E. — Voir Loisel.

1900. Topsent, E. — Etude monographique des Spongiaires de France. III. Monaxonida. *Arch. Zool. Exp.* (3), T. VIII.

1901. Topsent, E. — Traité de Zoologie descriptive, T. I.

1881. Vosmaer, G.-C.-J. — Voorlopig berigt, etc. *Nederland. Staatscour.*, n° 109.

1898. Vosmaer et C.-A. Pekelharing. — Ueber die Nahrungsaufnahme bei Schwämmen. *Arch. f. Physiol.*

1896. Weltner, W.— Der Bau des Süsswasserschwammes. *Blatt. Aquar. Fr.*, T. VII.

1900. Zemlitschka, F. — Ueber die Aufnahme fester theilchen durch die Kragenzellen von *Sycandra. Zeitschr. wiss. Zool.*, T. LXVII.

Varia.

1898. Abelous, J.-E. et E. Gérard. — Sur la présence dans l'organisme animal d'un ferment réduisant les nitrates. *Journ. Ph. Ch.* (6), T. VIII.

1889*a*. Arnaud. — Préparation de la carottine. *C. R. Ac. Sc.*, T. CIX.

1889*b*. Arnaud. — Recherches sur la carottine. Son rôle physiologique probable dans la feuille. *C. R. Ac. Sc.*, T. CIX.

1902. Arthus, M. et J. Gavelle. — Sur un procédé permettant de comparer l'activité tryptique de deux liqueurs. *C. R. Soc. Biol.*, T. LIV.

1898. Biedermann, W. — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larven von Tenebrio molitor. *Pflüger's Archiv.*, T. LXXII.

1901. Bonne, C.— Leucocytose éosinophilique avec essaimage des granulations dans le voisinage d'une glande en activité. *C. R. Soc. Biol.*, T. LIII.

1903. Bourquelot, E. et H. Hérissey. — Recherches relatives à la question des antiferments. *C. R. Soc. Biol.*, T. LV.

1901. Camichel et H. Mandoul. — Des colorations bleue et verte de la peau des Vertébrés. *C. R. Ac. Sc.*, T. CXXXIII.

1896. Carnot, P. — Recherches sur le mécanisme de la pigmentation. *Thèses Fac. Sc. Paris.*

1897. Cuénot, L. — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. *Arch. Anat. Microsc.*, T. I.

1895*a*. Dastre, A. et N. Floresco. — Liquéfaction de la gélatine. Digestion saline de la gélatine. *C. R. Ac. Sc.*, T. CXXI.

1895*b*. Dastre, A. et N. Floresco. — Digestion saline de la gélatine. *Arch. Phys. norm. et path.* (5), T. VII.

1898. Dastre, A. et N. Floresco. — Pigments biliaires et lipochromes ; pseudo-réaction de Gmelin pour les pigments biliaires, pseudoréaction nitrique des lipochromes. *C. R. Soc. Biol.*, T. LI.

1899. Duclaux. — Traité de microbiologie, T. II.

1902. Emerson, R.-L. — Ueber das Auftreten von Oxyphenyläthylamin bei Pankreasverdauung u. über fermentative CO^2 — Abspaltung. *Beitr. Chem. Physiol. u. Path.*, T. I.

1902. Fürth O. von et H. Schneider. — Ueber thierische Tyrosinasen u. ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. *Beitr. Chem. Physiol. u. Path.*, T. I.

1903. Gavard. — Nouvelle réaction de certains alcools et de corps voisins. *Journ. Pharm. Ch.* (6), T. XVII.

1901. Gessard. — Etudes sur la tyrosinase. *Ann. Inst. Past.*, T. XV.

1902. Gessard. — Préparation de la tyrosinase du noir de Seiche. *C. R. Soc. Biol.*, T. LIV.

1889. Hansen, A. — Die Farbstoffe des Chlorophylls. Darmstadt.

1900. Harlay, V.-A. — De l'application de la tyrosinase à l'étude des ferments protéolytiques. *Thèses Doct. Ph. Univ. Paris.*

1903. Hérubel, M. A. — Observations physiologiques et histologiques sur les Géphyriens. *C. R. Ac. Sc.*, T. CXXXVI.

1898. Jolly, J. — Recherches sur la valeur morphologique et la signification des différents types de globules blancs. *Arch. Méd. Exp.*, T. X.

1883. Jourdan, E. — Recherches sur l'histologie des Holothuries. *Ann. Mus. Hist. Nat. Mars.*, T. I.

1892. Le Dantec. — Recherches sur la symbiose des algues et des Protozoaires, *Ann. Inst. Past.*, T. VI.

1900. Malfitano, G. — Protéolyse chez l'Aspergillus niger. — Sur la protéase de l'Aspergillus niger. *Ann. Inst. Past.*, T. XIV.

1901. Mesnil, F. — Recherches sur la digestion intracellulaire et les Diastases des Actinies. *Ann. Inst. Past.*, T. XV.

1902. Mouton, H. — Recherches sur la digestion chez les Amibes et sur leur diastase intracellulaire. *Ann. Inst. Past.*, T. XVI.

1898. Newbigin, M. — Colour in Nature. London.

1902. Noguchi Hideyo. — The antihæmolytic Action of Blood Sera, Milk and Cholesterin upon Agaricin, Saponin and Tetanolysin, etc. *Centr. f. Bakt.*, T. XXXII.

1901. Olmer, D. — Recherches sur les granulations de la cellule nerveuse. *Thèses Fac. Méd. Lyon.*

1897. Phisalix, C. — La cholestérine et les sels biliaires vaccins chimiques du venin de vipère. *C. R. Soc. Biol.*, T. XLIX.

1903. Pottevin, H. — Influence de la configuration stéréochimique des glucosides sur l'activité des diastases hydrolytiques. *Ann. Inst. Past.*, T. XVII.

1890. Poulton, E. B. — The Colours of Animals. *International Science Series.* London.

1900. Stassano, H. et G. E. Haas. — Contribution à la physiologie des clasmatocytes. *C. R. Soc. Biol.*, T. LII.

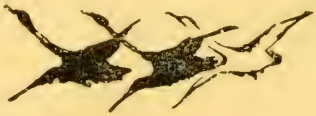


TABLE DES MATIÈRES.

PAGES.

INTRODUCTION 420

CHAPITRE I. — CONSIDÉRATIONS SUR LA CIRCULATION CHEZ LES SPONGIAIRES. 424

CHAPITRE II. — INGESTION DES ALIMENTS 437

CHAPITRE III. — DIGESTION DES ALIMENTS, DIASTASES 452

Localisation de la fonction digestive 452

Expériences avec les matières colorantes solubles 458

Diastases 463

CHAPITRE IV. — SÉCRÉTIONS 502

Pigments 502

Mucine 532

Cellules sphéruleuses 533

CHAPITRE V. — MATIÈRES DE RÉSERVE 549

Amidon, hydrates de carbone 549

Graisses 552

CHAPITRE VI. — EXCRÉTION 555

CONCLUSIONS 565

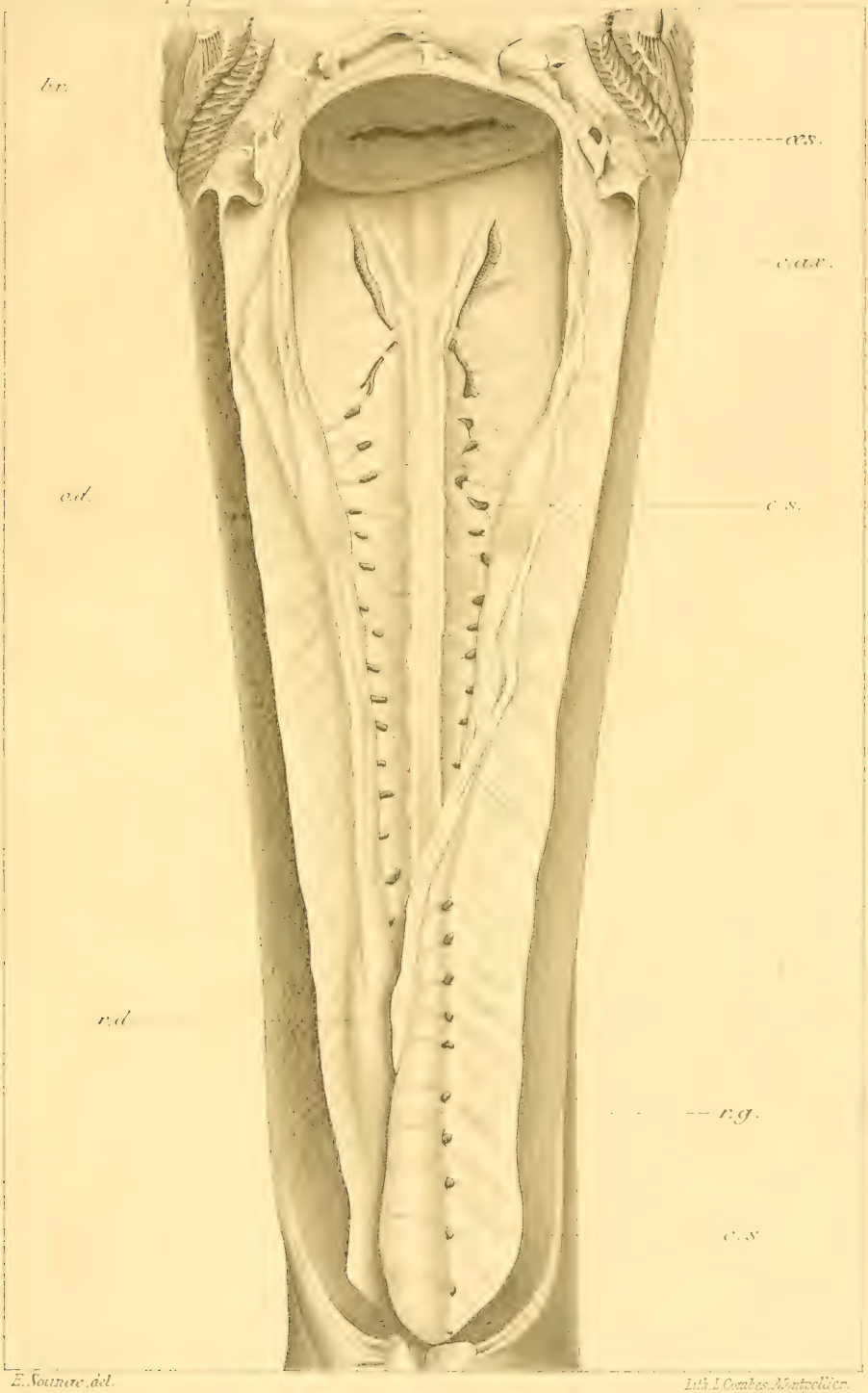
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 568

PLANCHE I.

Planche I.

Fig. 1. — *Scyllium catulus*, femelle, grandeur naturelle. Les sinus et les veines cardinales ont été ouverts, et le rein gauche, détaché de la paroi abdominale postérieure, a été relevé et rejeté sur le rein droit pour montrer les corps suprarénaux les plus postérieurs.

br., branchies ; *c. ax.*, corps axillaire ; *c.s.*, corps suprarénaux ; *od.*, oviducte ; *œs.*, œsophage ; *r.d.* et *r.g.*, rein droit et rein gauche.



E. Sounac, del. Lith. L. Combes, Montpellier.

PLANCHE II.

Planche II.

Coupes transversales de la paroi abdominale postérieure de *Scyllium canicula*, passant par les corps suprarénaux.

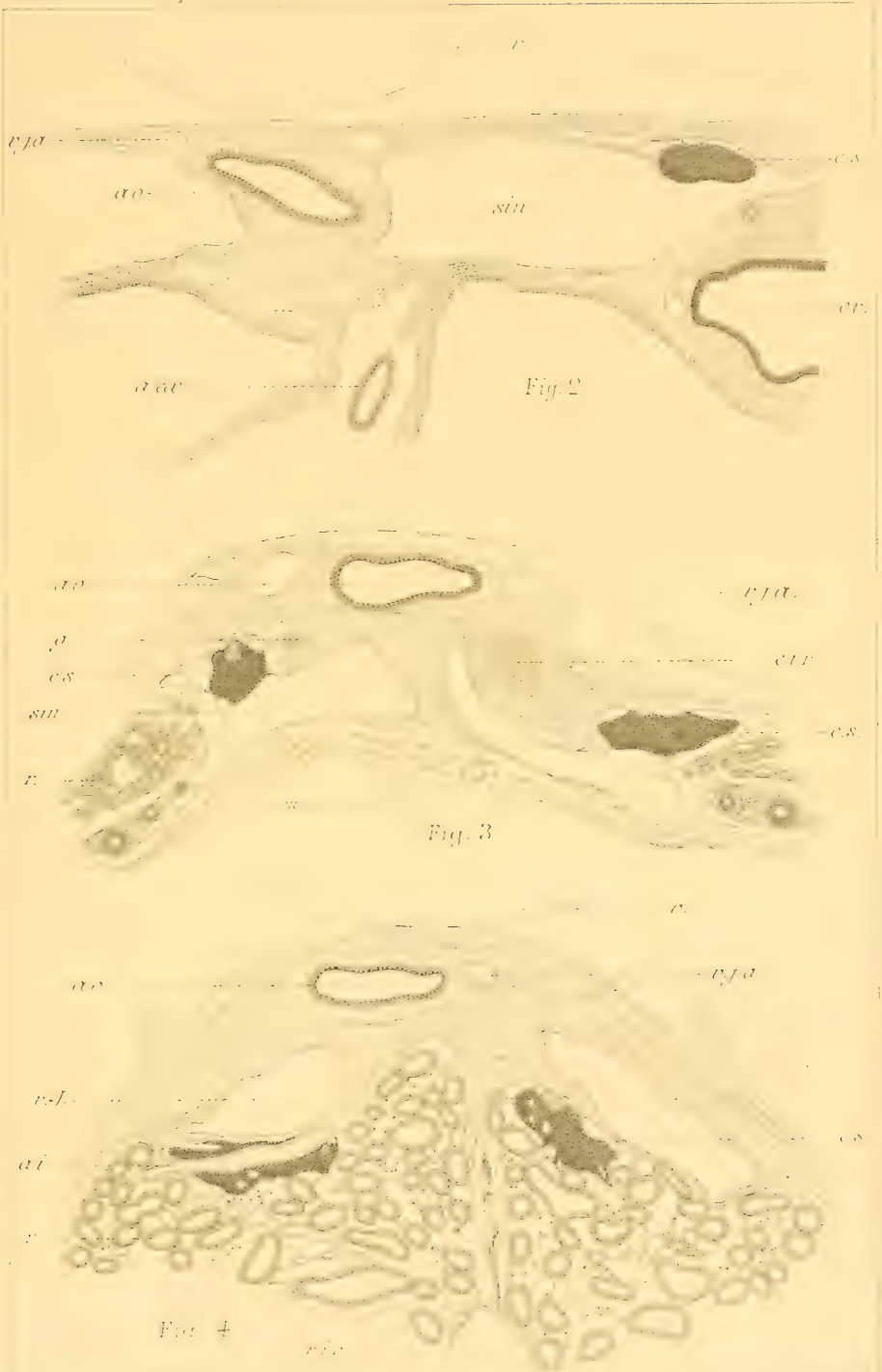
Fig. 2. — Coupe passant au niveau de la partie moyenne du sinus de Monro (groupe antérieur des corps suprarénaux).

Fig. 3. — Coupe passant par la portion la plus reculée des sinus de Monro (groupe moyen des corps suprarénaux).

Fig. 4. — Coupe passant par la partie postérieure des reins (groupe postérieur des corps suprarénaux).

Grossissement pour les trois fig. : 26 D.

Lettres communes à ces trois figures : *a.cœ.* artère cœliaco mésentérique ; *ao.*, aorte ; *c.i.r.*, corps interrénal ; *c.s.*, corps supranénal ; *g.*, ganglion nerveux du grand sympathique ; *m.*, mésentère ; *ov.*, oviducte ; *r.*, rein ; *sin.*, sinus de Monro ; *v.*, corps vertébral ; *v.J.*, veine de Jacobson ; *v.j.a.*, veine juxta-aortique.



E. Grynfeltt, del. Lith. J. Combes, Montpellier.

PLANCHE III.

Planche III.

Fig. 5. — Capsule veineuse d'un corps suprarénal de *Scyllium catulus*. Injection vasculaire au bleu de Prusse. Grossissement : 25 D.

ao., aorte ; *a.i.*, artère intercostale ; *c.s.*, corps suprarénal ; *r.*, rein ; *v.i.*, veines intercostales ; *v.J.*, veine de Jacobson ; *v.j.a.*, veine juxta-aortique ; *v.t.* veines transversales.

Fig. 6. — Cellules chromaffines de *Squatina angelus*. Liq. de Zenker ; hématoxyline au fer, éosine. Grossissement : 1.500 D.

c.chr., cellules chromaffines ; *g.chr.*, grains chromaffines ; *n.e.*, noyaux endothéliaux.

Fig. 7. — Coupe d'un corps suprarénal de *Trygon pastinaca*. Liq. de Müller ; coloration légère à l'hématéine. Grossissement : 380 D.

a., lamelle conjonctive interne ; *c.*, prolongements étoilés de cellules chromaffines ; *c.chr.*, cellules chromaffines ; *c. conj.*, capsule conjonctive ; *d.*, cellule chromaffine vacuolisée ; *v.v.*, vaisseaux.

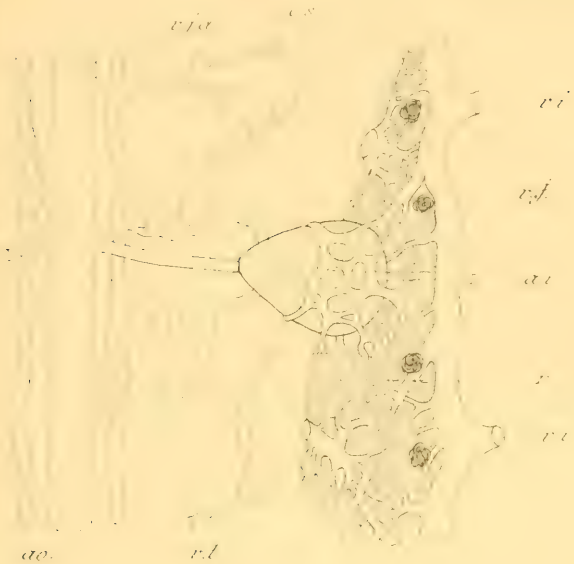


Fig. 5.

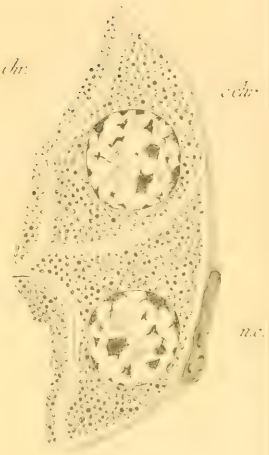


Fig. 6

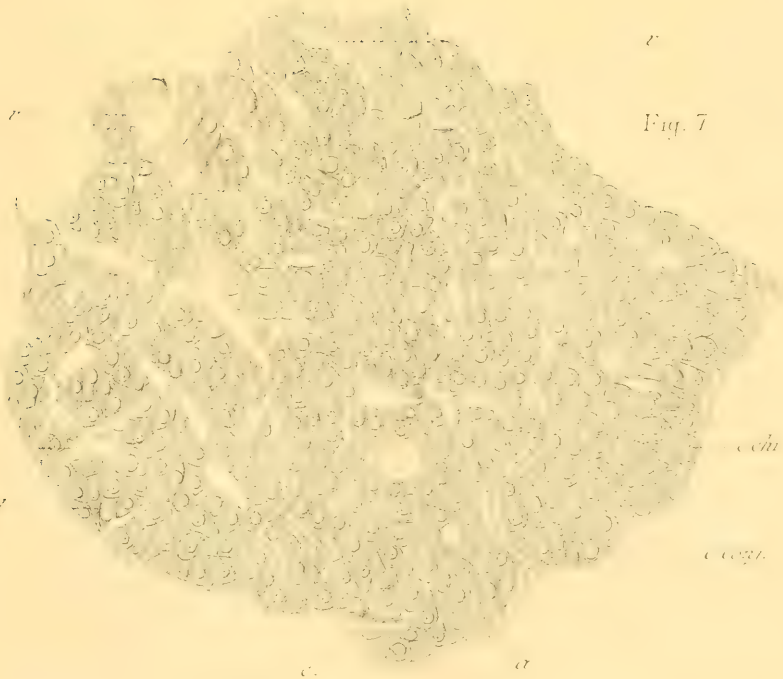


Fig. 7

J. Goujet & E. Grynfeltt del. Lith. J. Combes, Montpellier.

PLANCHE IV.

Planche IV.

Fig. 8. — Coupe d'un corps suprarénal de *Scyllium canicula*. Liq. de Zenker; hématéine, éosine. Grossissement: 380 D.

a., vaisseau revenu sur lui-même; *b.*, cellule vacuolisée; *c.*, nodule de cellules à limites nettes; *v.*, vaisseau.

Fig. 9. — Irradiations de cellules chromaffines le long des vaisseaux chez *Myliobatis aquila*. Liq. de Müller. Grossissement: 400 D.

c.chr., cellules chromaffines; *v.*, vaisseau.

Fig. 10. — Coupe d'un corps interrénal de *Scyllium canicula*. Liq. de Flemming; safranine, vert lumière. Grossissement: 180 D.

c.conj., capsule conjonctive; *c.e.*, cordons épithéliaux; *v.*, vaisseaux.

Fig. 11. — Terminaisons nerveuses dans un corps suprarénal de *Scyllium canicula*. Méthode d'Ehrlich-Bethe. Coloration en masse au carmin aluné. Coupe à la paraffine. Grossissement: 750 D.

c.chr., cellule chromaffine; *f.t.*, fibre terminale; *n.*, fibre nerveuse.

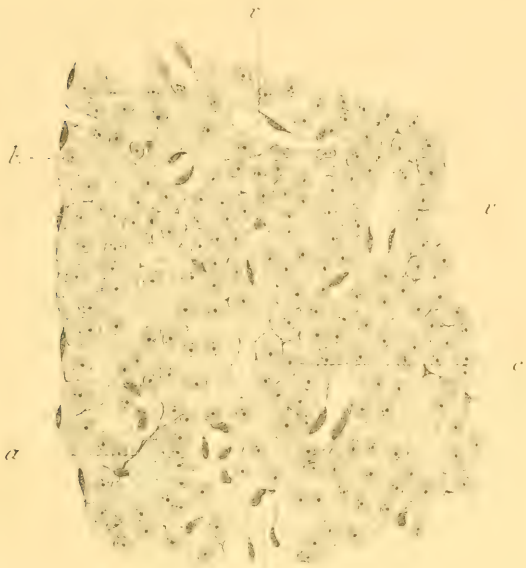


Fig. 8.

Fig. 9.

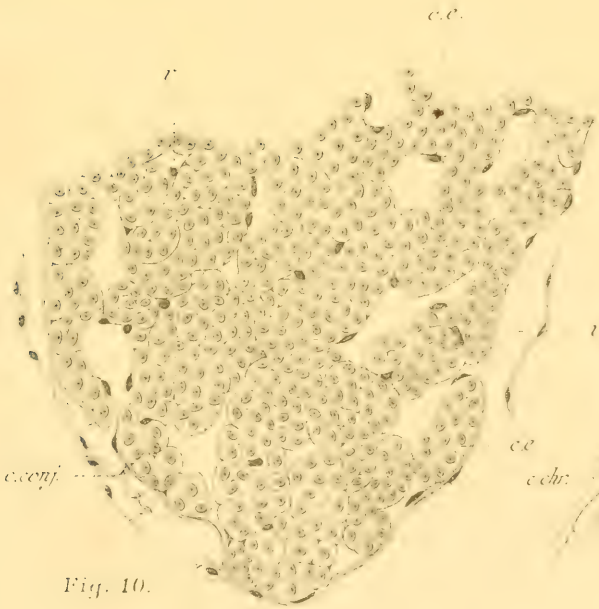


Fig. 10.

Fig. 11.

J. Goujet & E. Grynfeltt, del. Lith. L. Combes, Montpellier.

PLANCHE V.

Planche V.

Fig. 12. — Cellules du corps suprarénal de *Scyllium canicula*. Liq. de Zenker; hématéine, éosine; Grossissement: 380 D.

c.chr., cellules chromaffines; *n.e.*, noyaux endothéliaux.

Fig. 13. — Cellules du corps interrénal de *Zygæna malleus*, renfermant des boules safranophiles. Liq. de Flemming; safranine, vert lumière. Grossissement: 1.500 D.

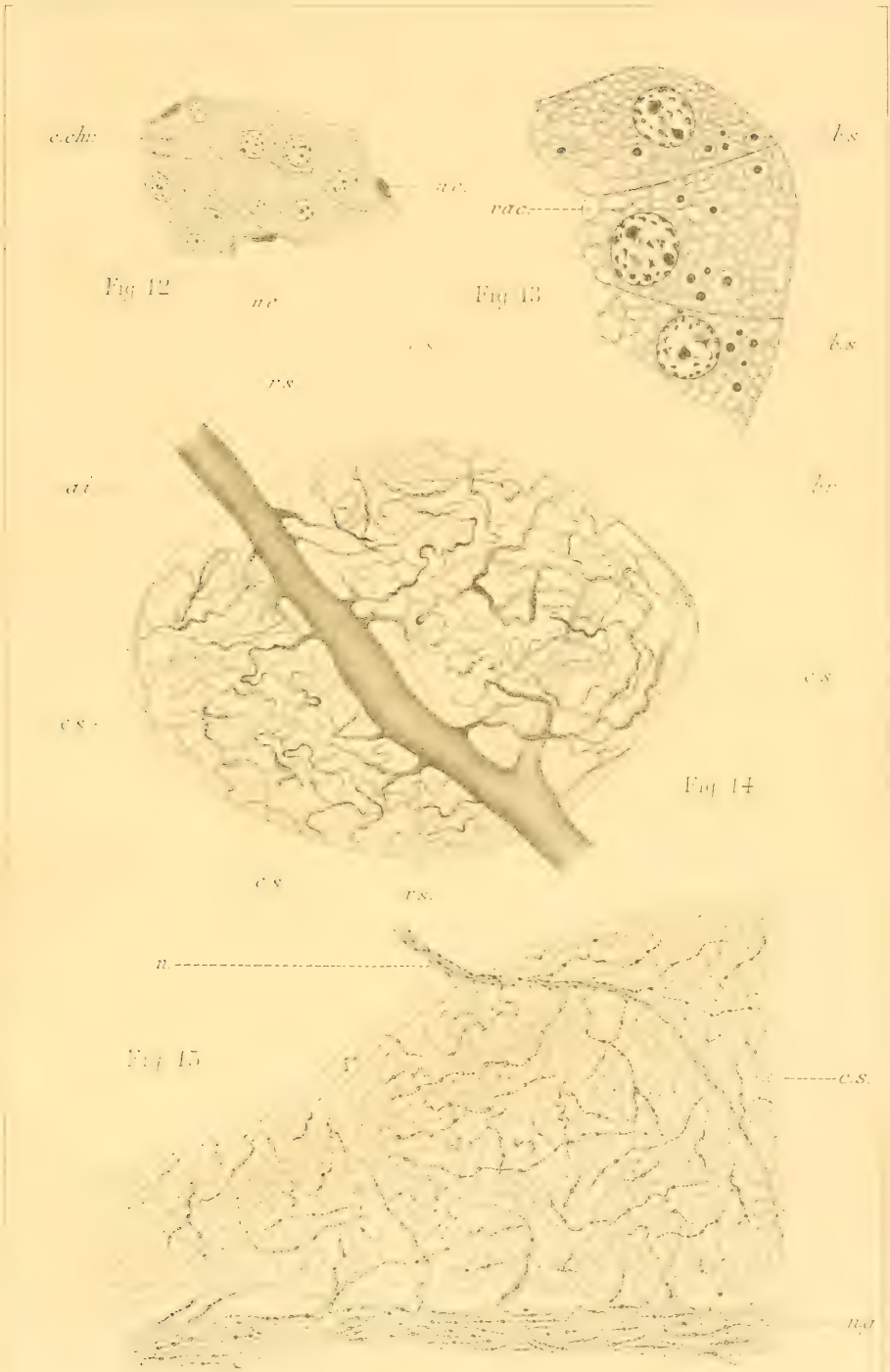
b.s., boules safranophiles; *vac.*, vacuoles occupées par de la graisse dissoute au cours des manipulations.

Fig. 14. — Vascularisation d'un corps suprarénal de *Scyllium canicula*. Injection au nitrate d'argent à 1 p. 300. Grossissement: 46 D.

a.i., artère intercostale; *c.s.*, capillaires du suprarénal; *r.s.*, rameaux artériels propres du suprarénal; *b.r.*, branche artérielle pour le rein.

Fig. 15. — Vue d'ensemble de l'innervation d'un corps suprarénal chez *Scyllium canicula*. Méthode d'Ehrlich-Bethe. Corps monté en entier après éclaircissement par l'essence de girofles. Grossissement: 60 D.

n., nerf périphérique; *n.g.*, nerf placé entre le suprarénal et un ganglion situé en dessous, non représenté; *c.s.*, corps suprarénal.



Lith. L. Coubes

PLANCHE VI.

Planche VI.

Fig. 16. — Vascularisation du corps axillaire et du ganglion nerveux voisin chez *Scyllium canicula*. Injection au nitrate d'argent à 1 p. 300. Grossissement : 40 D.

a., artère ; *cap.c.s.*, capillaires du corps suprarénal ; *cap.g.*, capillaires du ganglion ; *c.s.*, corps suprarénal ; *g.*, ganglion.

Fig. 17. — Vascularisation du corps interrénal de *Scyllium catulus*. Injection au bleu de Prusse soluble. Grossissement : 65 D.

a.i.r., artère de l'interrénal ; *r.cap.*, réseau capillaire ; *v.*, veines.

Fig. 18. — Cellules du corps interrénal de *Centrina vulpecula*. Liq. de Flemming ; safranine, violet, orange. Grossissement : 1500 D.

c., cellule de l'interrénal ; *c.conj.*, capsule conjonctive ; *m.p.*, membrane propre des cordons épithéliaux ; *n.e.*, noyaux avec encoche ; *vac.*, vacuoles du cytoplasme dues à la disparition de la graisse.

Fig. 19. — Cellules chromaffines de *Squatina angelus*. Liq. de Zenker ; hématoxyline au fer, éosine. Grossissement : 1500 D.

c. chr. p., cellule chromaffine pleine de grains ; *c. chr. v.*, cellule chromaffine vacuolisée ; *p.*, pointes de cellules chromaffines vacuolisées dont le noyau n'est pas compris dans la coupe.

Fig. 16

Fig. 17

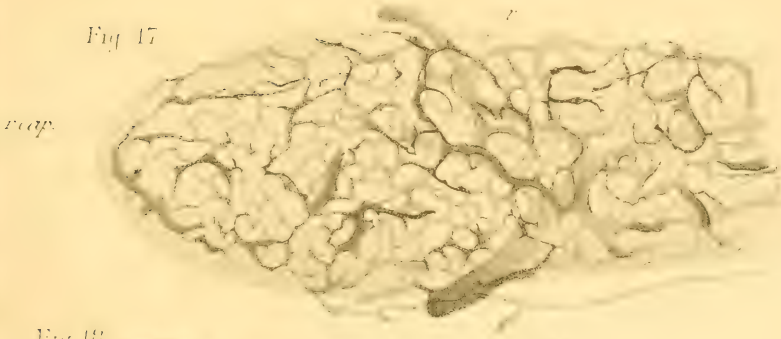


Fig. 18

Fig. 19

J. Goujet & E. Grimpel ... Lith. J. Combes Montpellier

PLANCHE VII.

Planche VII.

Fig. 20. — Cellules palissadiques d'un corps suprarénal de *Scyllium canicula*. Liq. de Tellyesniczky ; hématéine, safranine. Grossissement : 1500 D.

c. chr. p., cellule chromaffine pleine de grains ; *c. chr. v.*, cellule chromaffine vacuolisée ; *n. e.*, noyaux endothéliaux.

Fig. 21. — Cellules du corps interrénal de *Torpedo marmorata*. Liq. de Flemming ; safranine, acide picrique. Préparation montée dans la glycérine. Grossissement : 1500 D.

gr., boules de graisse incluses dans le cytoplasme.

Fig. 22. — Coupe d'un cordon de l'interrénal de *Myliobatis aquila*. Liq. de Zenker ; safranine, vert lumière. Grossissement : 950 D.

Dans la moitié droite de la fig. on voit en *l* une lumière créée par la rétraction des cellules ; *m. p.*, membrane propre ; *n. e.*, noyaux endothéliaux.

Fig. 23, 24, 25, 26. — Noyaux de cellules chromaffines de *Torpedo marmorata*. Liq. J. de Laguesse ; safranine, vert lumière. Grossissement : 1500 D.

n., nucléoles.

Fig. 27, 28, 29. — Noyaux des cellules de l'interrénal chez *Scyllium canicula*. Liq. de Flemming ; safranine, violet, orange. Grossissement : 1500 D.

Fig. 20.

Fig. 21

Fig. 23.

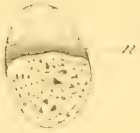


Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 26.

Fig. 27.

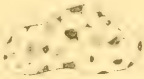


Fig. 28.

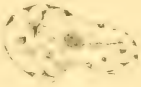


Fig. 29.

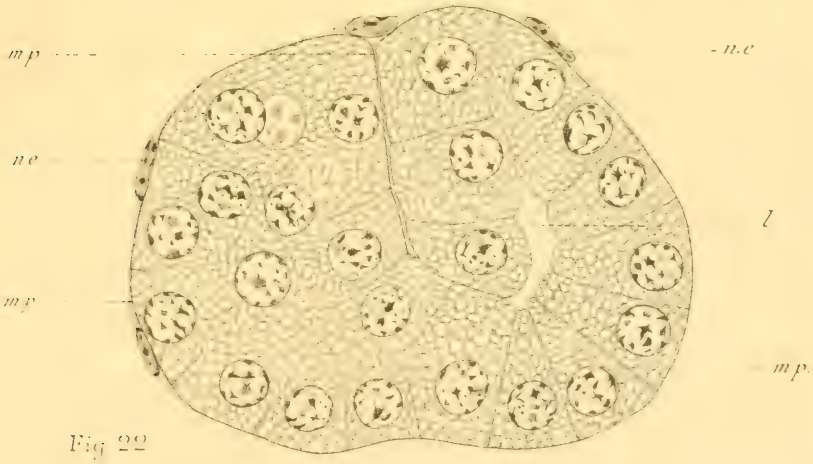


Fig. 22

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02246

1284